P. N. SCHÜRHOFF

DIE ZYTOLOGIE DER BLÜTENPFLANZEN

FERDINAND ENKE IN STUTTGART

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

DIE ZYTOLOGIE DER BLÜTENPFLANZEN

DIE ZYTOLOGIE DER BLÜTENPFLANZEN

VON

DR. P. N. SCHÜRHOFF

PRIVATDOZENT DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

MIT 282 TEILS FARBIGEN
TEXTABBILDUNGEN

213003
13. 6. 27

STUTTGART
VERLAG VON FERDINAND ENKE
1926

Das Übersetzungsrecht für alle Sprachen und Länder vorbehalten.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Germany

Meiner lieben Frau Margarete zugeeignet

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/diezytologiederb00schr

Einleitung.

Die vorliegende Zytologie der Blütenpflanzen soll eine Einführung in die Karyologie geben, die für den Anfänger brauchbar ist und vor allem die Kenntnisse vermittelt, die zum Verständnis der Zytologie der Haplonten notwendig sind.

Der Hauptwert wurde daher auf die Erörterung der Entwicklung der Haploidgeneration gelegt und hier vor allem das herausgearbeitet, was für die moderne Systematik verwendbar ist. Daher wurden die in Betracht kommenden Entwicklungsvorgänge besonders darauf geprüft, inwiefern sie als primitive oder abgeleitete Vorgänge und als Progressionen oder Reduktionen anzusehen sind.

Der karyologische Teil erhebt nicht den Anspruch auf eine lückenlose Besprechung und Diskussion der bisherigen Untersuchungen auf diesem Gebiete, sondern er behandelt die Karyologie gewissermaßen lehrbuchmäßig. Wer sich speziell mit karyologischen Fragen beschäftigen will, wird, nachdem er sich einen Überblick über die wichtigsten Forschungen an Hand der vorliegenden Bearbeitung verschafft hat, unbedingt auf die einschlägige Originalliteratur zurückgreifen müssen. Die Fülle der schwebenden karyologischen Probleme und die so häufig verschiedene Beurteilung der mikroskopischen Bilder bietet für denjenigen, der sich in das zytologische Gebiet einarbeiten will, eine außerordentliche Schwierigkeit, so daß eine verhältnismäßig kurze Behandlung des Themas vielen erwünscht sein wird.

Vor allem schien es mir auch notwendig zu sein, das W e s e n bestimmter karyologischer Erscheinungen zu deuten, denn nur auf Grund einer solchen Deutung lassen sich die Vorgänge verstehen.

Die mikroskopischen Untersuchungen auf karyologischem Gebiet stützen sich so gut wie ausschließlich auf gefärbte Mikrotompräparate, daher ist es verständlich, daß von Zeit zu Zeit stets wieder diese Ergebnisse mehr oder weniger in Zweifel gezogen werden von Forschern, die sich auf ungefärbte, lebende Präparate stützen zu müssen glauben. Ich möchte aber betonen, daß durch die Untersuchungen am lebenden Kern unsere Kenntnisse bisher nicht erweitert sind, sondern nur in manchen Fällen die an gefärbten Präparaten beobachteten Erscheinungen bestätigt wurden, in anderen Fällen konnte eine solche Bestätigung nicht erbracht werden. Es ist meiner Ansicht nach aber falsch, hieraus den Schluß abzuleiten, daß die gefärbten Präparate Kunstprodukte darstellten, die den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen. Bisher haben stets die „Färber" recht behalten.

Die Verwertung der Haploidgeneration für die Systematik dürfte theoretisch vollkommen anerkannt sein, praktisch wird die Untersuchung der Haploidgeneration teils wegen der schwierigen Materialbeschaffung, teils wegen der komplizierten Technik noch sehr wenig durchgeführt, so

daß uns bisher nur eine sehr unvollkommene Reihe von Untersuchungen auf diesem Gebiete zur Verfügung steht, zu deren Ergänzung hoffentlich die „Zytologie der Blütenpflanzen“ wesentlich beitragen wird. Schon jetzt erkennen wir aber in den verschiedenen Familien parallele Entwicklungsvorgänge und häufig eine ganz klar ersichtliche Zielstrebigkeit. Es ist daher zu hoffen, daß in Zukunft die Entwicklung der Haplonten in der Systematik einen breiteren Raum einnehmen wird als bisher.

Der Teil, „Die spezielle Zytologie der Blütenpflanzen“, gibt in erster Linie eine Übersicht über die bisherige Gesamtliteratur über die einzelnen Pflanzen, ferner ist der Versuch gemacht worden, die bisherigen Erfahrungen über die Zytologie jeder untersuchten Familie zu einem Gesamtbild zu erfassen und hierdurch eine zytologische Charakteristik der einzelnen Familien zu geben, die es auch dem Nichtzytologen ermöglicht, sich in kürzester Zeit über die systematisch wichtigen zytologischen Kennzeichen der einzelnen Familien zu unterrichten. Gleichzeitig sind aber aus diesen Zusammenstellungen die noch vorhandenen Lücken zu ersehen, so daß dieser Teil auch besonders anregend wirken kann, durch systematisch angelegte Arbeiten diese Lücken auszufüllen.

Der Verlagsbuchhandlung Gebr. Borntträger, Berlin, die einen Teil der Druckstöcke aus Prof. Dr. G. Tischlers „Allgemeiner Pflanzenkaryologie“ zur Verfügung stellte, sowie auch Herrn Prof. Dr. Tischler, Kiel, selbst für das Einverständnis hiermit gestatte ich mir meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ganz besonderen Dank schulde ich endlich noch dem Herrn Verleger für die in jeder Beziehung gute Ausstattung des Buches.

Berlin, den 9. September 1926.

P. N. Schürhoff.

Inhaltsverzeichnis.

A. Allgemeine Zytologie der Blütenpflanzen.

1. Hauptteil: Karyologie.

I. **Der Bau des Ruhekerns** .. 1
Form und Größe des Zellkerns .. 1
Die Kernwand .. 2
Das Kerngerüst .. 3
Die Nukleolen .. 7
Die Zentrosomen und Blepharoplasten .. 11

II. **Die Mitose oder typische Kernteilung** .. 14
Der Verlauf der Kernteilung .. 14
Die Chromosomen .. 24
Die Struktur der Chromosomen .. 24
Die Anzahl der Chromosomen .. 33
Die Geschlechtschromosomen .. 38
Die Spindelfasern .. 42

III. **Die allotypischen Teilungen** .. 50
Die Synapsis .. 51
Die heterotypische Teilung .. 70
Die homoeotypische Teilung .. 71

IV. **Die Amitose und Kernfragmentation** .. 74
Unterschied zwischen Amitose und Fragmentation .. 74
Verlauf der Amitose .. 75
Vorkommen von Amitosen .. 76
Bedeutung der Amitose .. 85

V. **Mehrkernige Zellen und Kernverschmelzungen** .. 85
Der Vorgang der Kernverschmelzung .. 85
Vorkommen von Kernverschmelzungen .. 86
Mehrkernige Zellen .. 98

VI. **Die Physiologie des Kerns** .. 103
Die normale Physiologie des Kerns .. 103
Ernährungsphysiologie .. 104
Sekretorische Funktionen .. 118
Morphologische Funktionen .. 122
Übertragung erblicher Eigenschaften .. 125
Wechselbeziehungen des Kerns zu den übrigen Zellbestandteilen .. 125
Die experimentelle Physiologie der Kern- und Zellteilung .. 126
Der Einfluß physikalischer Faktoren .. 126
a) Temperatur .. 126
b) Druck .. 129
c) Schwerkraft .. 129
d) Ultraviolette, Röntgen- und Radiumstrahlen .. 131
e) Licht .. 133
f) Elektrizität .. 134
g) Plasmolyse .. 134
h) Wundreiz .. 136
Der Einfluß chemischer Agentien .. 149
a) Die direkte Beeinflussung des Protoplasten durch Chemikalien 149
b) Die indirekte Beeinflussung des Protoplasten durch Chemikalien 159

VII. **Die biologische Analyse und Synthese des Kerns** .. 161
Individualität und Kontinuität der Chromosomen .. 161
Veränderung der Chromosomenzahl .. 164
Anordnung der Gene im Chromosom .. 168
a) Geschlechtschromosomen .. 169
b) Geschlechtsgebundene Vererbung .. 170
c) Crossing over und Koppelung .. 176
d) Letale Faktoren .. 183
e) Gruppenmutationen auf chromosomaler Grundlage .. 186

2. Hauptteil: Die Gametophyten.

I. **Der männliche Gametophyt der Gymnospermen** .. 193
Die Tapetenzellen .. 193
Die Tetradenteilung .. 193
Die Prothalliumbildung .. 194
Die Antheridiumbildung .. 196
Der Pollenschlauch .. 203
Die Entwicklungstendenzen .. 204

II. **Der weibliche Gametophyt der Gymnospermen** .. 209
Das Archespor .. 209
Die Tetradenteilung .. 209
Das Prothallium .. 210
Die Archegonien .. 214
Die Entwicklungstendenzen .. 220

III. **Die Befruchtungserscheinungen bei den Gymnospermen** .. 221
Das Verhalten der Spermakerne .. 221
Das Verhalten des Eikerns .. 224
Das Verhalten des Bauchkanalkerns .. 229
Die Anlage des Proembryos .. 230
Das Verhalten der Prothalliumkerne (Endosperm) .. 237
Die Entwicklungstendenzen .. 238

IV. **Der männliche Gametophyt der Angiospermen** .. 238
Die Tapetenzellen .. 238
Die Tetradenteilung .. 244
Das Verhalten der generativen Zelle .. 255
Die Bildung der Spermakerne .. 257
Der Pollenschlauch .. 272

V. **Der weibliche Gametophyt der Angiospermen** .. 272
Das Archespor .. 272
Die Tetradenteilung .. 277
Die Entwicklung des Embryosackes .. 286
Die verschiedenen Typen des Embryosackes .. 289

VI. **Die Befruchtungserscheinungen bei den Angiospermen** .. 306
Chalazogamie und Porogamie .. 306
Das Verhalten der Spermakerne .. 309
Der Eikern bei und nach der Befruchtung .. 313
a) Das Verhalten der Kopulationskerne .. 313
b) Der Suspensor .. 315
c) Ovogene Polyembryonie .. 318
Die Synergiden bei der Befruchtung .. 320
a) Degeneration der Synergiden .. 320
b) Synergidenembryonen .. 320
Der Endospermkern bei der Befruchtung .. 324
Das Verhalten der Antipoden bei und nach der Befruchtung .. 325
Embryobildung ohne Befruchtung .. 326
a) Nuzellarembryonie .. 326
b) Ooapogamie .. 330
c) Aposporie .. 335
Die Befruchtung als ausgleichender Faktor .. 337

VII. **Das Endosperm** .. 338
Karyologischer Teil .. 338
Morphologischer Teil .. 345
a) Zellulares Endosperm .. 345
α) Rein zellular .. 345
β) Haustorienbildung .. 347
b) Basalapparat des Endosperms .. 352
c) Nukleares Endosperm .. 356
Entwicklungstendenzen des Endosperms .. 359

VIII. **Die Bedeutung der Zytologie für die Systematik** .. 360
Die systematische Verwertbarkeit der Chromosomenzahl .. 360
Die systematische Verwertbarkeit des männlichen Gametophyten .. 364
Die systematische Verwertbarkeit des weiblichen Gametophyten .. 368

B. Spezielle Zytologie der Blütenpflanzen.

I. **Gymnospermae** .. 377
1. Klasse: Cycadofilicales .. 377
2. Klasse: Cycadales .. 377
3. Klasse: Benettitales .. 384
4. Klasse: Ginkgoales .. 384
5. Klasse: Coniferae .. 385
6. Klasse: Gnetales .. 406

II. **Angiospermae** .. 416
1. Klasse: Monocotyledoneae .. 417
2. Klasse: Dicotyledoneae .. 503
1. Unterklasse: Archichlamydeae .. 503
2. Unterklasse: Metachlamydeae .. 638

Literaturverzeichnis .. 717

Pflanzenverzeichnis .. 779

A. Allgemeine Zytologie der Blütenpflanzen.

I. Hauptteil.

Karyologie.

Der Bau des Ruhekerns.

Form und Größe des Zellkerns.

Bei der Betrachtung der Kernteilung müssen wir ausgehen von dem „ruhenden" Zellkern; doch ist dieser Ausdruck eigentlich nicht zulässig, da es einen „ruhenden" Kern im Leben der Pflanze gar nicht gibt. Je nachdem er mehr oder weniger intensiv durch Aufeinanderfolge von Teilungen für den Aufbau der Gewebe sorgt, oder aber, je nach dem Grade seiner rein physiologischen Tätigkeit, ist sein Aussehen verschieden und einem steten Wechsel unterworfen. Bei der Beschreibung eines „Ruhe"-kerns handelt es sich also um einen hypothetischen Zustand, der in Wirklichkeit gar nicht existiert. Wir verstehen in diesem Sinne unter „ruhendem" Kern einen Kern, der aller Anzeichen einer morphologischen und physiologischen Tätigkeit entbehrt.

Der Kern kann verschieden gestaltet sein, entweder kugel-, ei- oder linsenförmig, er kann aber auch in gestreckten Zellen eine langgestreckte Form annehmen.

Ferner nimmt er besonders bei intensiver physiologischer Tätigkeit durch amöboide Bewegung sehr häufig lappen- und traubenförmige, ja sogar fadenförmige Gestalt an (vgl. Abb. 1).

Die Größe des Zellkerns bei einer Pflanze ist je nach der Art des betreffenden Gewebes verschieden. Mit besonders großen Kernen sind meist sezernierende Zellen ausgestattet.

Über die Größe der Kerne verschiedener Pflanzen berichtet vergleichsweise Schwarz (1884). Er findet, daß in allen Geweben die Größe des Zellkerns anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen. Die Größe der Kerne ist ganz verschieden, je nach der Art des Gewebes. Ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kerngröße und Zellgröße konnte er nicht feststellen.

Die Größe der Kerne in gleichen Geweben verschiedener Pflanzen ist nach den Pflanzenarten verschieden. Große Kerne findet man bei den meisten Coniferen und Monocotyledonen, sowie Ranunculaceen und Loranthaceen unter den Dicotyledonen.

Zweifellos nahe Verwandtschaft spricht sich nach Klieneberger (1918) in gleicher oder ähnlicher Kerngröße aus, doch ist die Kerngröße kein Maß der Verwandtschaft. Auch der Bau der Zellkerne zeigt Verwandtschaft an, aber in geringerem Grade als die Kerngröße. Andererseits kommen bei nahe verwandten Pflanzen auffallende Größenunterschiede vor, so z. B. bei *Musa*-Arten. Dies ist aber nach Tischler (1910) auf die verschiedene Chromosomenzahl zurückzuführen.

Bei *Trifolium*-Arten mit gleicher Chromosomenzahl haben nach Bleier (1925) die Arten mit größeren Chromosomen das größere Kernvolumen.

Die Kernwand.

Der Zellkern wird durch eine Kernwandung, die ebenso körnchenfrei ist, wie die äußere Hyaloplasmaschicht des Protoplasten vom Zytoplasma

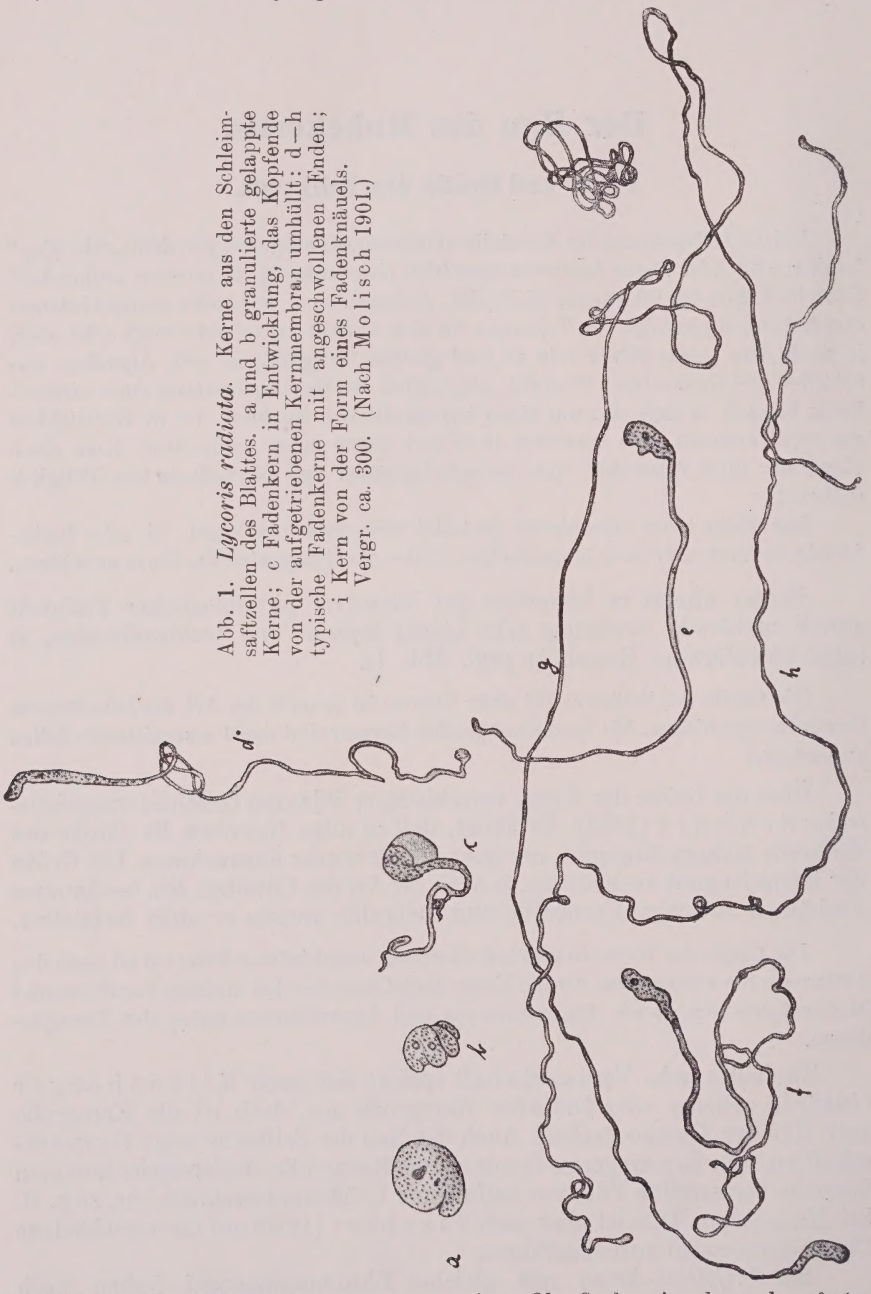


Abb. 1. *Lycoris radiata.* Kerne aus den Schleimsaftzellen des Blattes. a und b granulierte gelappte Kerne; c Fadenkern in Entwicklung, das Kopfende von der aufgetriebenen Kernmembran umhüllt: d—h typische Fadenkerne mit angeschwollenen Enden; i Kern von der Form eines Fadenknäuels. Vergr. ca. 300. (Nach Molisch 1901.)

abgegrenzt. Der Zellkern kann auch an seiner Oberfläche eine besonders feste, von seiner inneren Masse abhebbare Haut entwickeln; so zeichnen sich die

Blasenkerne aus dem Milchsaft von *Musa chinensis* durch eine aufgeblähte Kernmembran aus.

Vielleicht erklärt sich auch so die Beobachtung, daß die Spermakerne im Pollenschlauch keine eigene Plasmahülle besitzen, während sie im Embryosack mit plasmatischen Hüllen wieder auftreten sollen. Dieser Plasmakörper besteht z. B. bei *Saxifraga granulata* nach Juel (1907) aus einer sehr zarten Haut, „die sich von den Seiten des länglichen Kerns wie eine Blase abhebt." Juel vermutet, daß im Pollenschlauch diese dünne Haut dem Kern überall dicht angelegen hat, daß dann aber beim Eintritt in den verdünnteren Zellsaft des Embryosackes eine schnelle Wasseraufnahme erfolge, wodurch die Plasmalücke blasenförmig aufgetrieben werde.

Schürhoff (1924) konnte ein solches Verhalten der Spermakerne nicht bestätigen, er führt es auf die von Juel angewandte Fixierung zurück.

Von Kisser (1922) wurde das Auftreten von Vakuolen im Kern bei einer Anzahl Pflanzen untersucht. Sie wurden gefunden in den Kernen des Markes von *Solanum nigrum*, im Mark von *Lactuca sativa*, im Fruchtfleisch von *Prunus domestica* im Parenchym von *Beta vulgaris*, im Parenchym des Blattstiels von *Funkia sp.* und in höchster Vollendung im Fruchtfleisch von *Prunus armeniaca*. Die Zeit ihres Auftretens wurde bei *Aloë vulgaris* verfolgt, bei der die Kerne des Wassergewebes oft vakuolisiert sind, und gefunden, daß ein seniler Prozeß vorliegt. Die Vakuolen sind imstande zu platzen und dadurch den Kern zu zerklüften (s. Abb. 54).

Nach der alten Ansicht von Strasburger ist die Kernwand kinoplasmatischer Natur. Strasburger nahm an, daß zwei, gewöhnlich nicht unterscheidbare Arten von Protoplasma in der Zelle vorkämen, einerseits das schaumartige Trophoplasma und andererseits das faserige Kinoplasma, das erstere mehr von Bedeutung für die Ernährungserscheinungen, das letztere für die Bewegungserscheinungen.

Nach Lawsons (1903) Untersuchungen an den Kernen der Pollenmutterzellen von *Passiflora coerulea* und *Equisetum limosum* unterscheidet sich die Kernhöhle in nichts von einer gewöhnlichen Vakuole.

Das Kerngerüst.

Der weitere Inhalt des Ruhekerns besteht aus dem Kerngerüst, das aus dünnen, kaum färbbaren Fäden gebildet wird, in welchem stark sich tingierende Körperchen liegen. Die Substanz der Fäden hat man als Linin (Achromatin), die der Körnchen als Chromatin unterschieden.

Grégoire und Wygaerts (1904), Martins Mano (1904), ebenso Berghs (1905), außerdem van Wisselingh (1899) und Sijpkens (1904) gelangten zu dem Ergebnis, daß in dem Gerüstwerk des Kerns ein achromatisches Substrat und selbständige Nukleinkörperchen nicht vorhanden seien, vielmehr nur eine einzige chromatische Substanz vorliege. Grégoire und seine Schüler stützen sich bei dieser Schlußfolgerung vornehmlich auf Eisenhämatoxylinfärbungen, van Wisselingh und Sijpkens auf Wirkungen 50%iger Chromsäure. Die scheinbaren Körnchen im Gerüstwerk des Kerns werden nur als dichtere Stellen anerkannt, als Knotenpunkte des Netzes.

Strasburger und seine Mitarbeiter halten demgegenüber an der Unterscheidung von Linin und Chromatin im ruhenden Kerngerüst fest. Wenn die Substanz der Nukleolen sich aus dem Gerüstwerk vollständig zurückgezogen und zu

Nukleolen gesammelt hat, werden die Färbungsunterschiede von Linin und Chromatin allerdings sehr vermindert. Daraus erkennt man, daß auch aus diesem Grunde die Bezeichnungen „Chromatin“ und „Chromosomen“ für die maßgebenden Einheiten im Kern wenig glücklich waren, da diese Einheiten ihre Färbbarkeit vor allem der Nukleolarsubstanz verdanken.

Anderseits lehren die Differenzierungsvorgänge beim Beginn der Kernteilung, auf die wir noch zu sprechen kommen, daß das Kerngerüst wirklich geformte Gebilde führt, die sich sammeln, zu größeren Körperchen vereinigen und schließlich die Chromatinscheiben bilden, die innerhalb der Chromosomen aufeinander folgen.

Es bildet sich dann die sogenannte „Perlstruktur“ der Chromosomen heraus. Neuerdings lehnen viele Forscher eine solche Perlstruktur ab, andere wieder treten hierfür ein. Wahrscheinlich bildet das „Linin“ eine Grundsubstanz, die bei der Aussonderung der Chromosomen durch eine mehr oder weniger umgewandelte Nukleolarsubstanz imprägniert wird. Ob die „Perlen“ bestimmten Gruppen von Vererbungsträgern entsprechen, ist jedenfalls zurzeit vollkommen ungewiß.

Auch Lundegårdh (1910) nimmt nur eine einheitliche Substanz für das Gerüstwerk des ruhenden Kerns an, die er „Karyotin“ nennt, die als Chromatinkörnchen bezeichneten Gebilde nennt er „Karyosomen“.

a b c

Abb. 2. a *Capsella bursa pastoris*. Kern aus dem Embryoträger (in zwei aufeinander folgenden Schnitten) mit 32 „Chromozentren“. (Nach Rosenberg.) b *Zostera marina*. Kern aus der Samenschale mit 12 Chromozentren. (Nach Rosenberg). c *Crepis-virens*. Pollenmutterzelle mit 6 (annähernd zu Paaren orientierten) Chromozentren. (Nach Rosenberg.)

Gegenwärtig scheint die Meinung zu überwiegen, daß das Netzwerk des Kerns lediglich aus einer protoplasmatischen Grundsubstanz mit feinen Maschen aufgebaut ist, für die man ganz gut den Namen Linin beibehalten kann. In dieser Grundsubstanz befindet sich in feiner Verteilung sehr viel von einer stark färbbaren Materie, die man als Chromatin bezeichnet. In den Knotenpunkten des Netzwerkes ist nach dieser Auffassung viel mehr Chromatin vorhanden als in den dünnen Wänden zwischen den Maschen, und daher kommt es auch, daß das Netzwerk den Eindruck von dunklen Chromatinkörnern machen kann, die an farblosen dünnen Fäden befestigt erscheinen.

In inhaltsarmen Kernen, die Martins Mano (1904) in einigen Wurzelspitzen untersuchte, kommt es nicht zu einer gleichförmigen Ausgestaltung des Gerüstwerkes des Kerns, es bleiben vielmehr dichtere Abschnitte in diesem kenntlich, die durch inhaltsarme Zwischenräume getrennt werden, in welchen nur einzelne Fäden verlaufen. Wenn solche dichtere Stellen im ruhenden Kern sich markieren, könnte ihre Anzahl jener der vorhandenen Chromosomen entsprechen. Rosenberg (1904) stellte nämlich fest, daß im Gerüstwerk ruhender Kerne von *Capsella Bursa pastoris*, *Zostera*, *Calendula* ziemlich gleich große Körner verteilt sind, deren Zahl mit jener der in den Mitosen auftretenden Chromosomen sich decke.

Eine Bestätigung dieser Befunde lieferte Laibach (1907), der verschiedene Vertreter der Cruciferen untersuchte und gleichfalls feststellte, daß in allen Fällen, in denen derartige „Prochromosomen" auftraten, ihre Zahl identisch mit der diploiden Chromosomenzahl war. Er weist jedoch darauf hin, daß diese Körner nicht, wie Rosenberg meinte, „die Chromosomen darstellen", sondern daß es sich hier vielmehr nur um Zentren handelt, um die zwar der größte Teil der Substanz der Chromosomen angesammelt ist, daß aber nicht die ganze Substanz der Chromosomen in ihnen gespeichert ist.

Strasburger (1904) zeigte dann, daß in den präsynaptischen Stadien die Zahl der Chromatinzentren mit der Chromosomenzahl übereinstimmt. Die „Gamosomen" entsprechen den Chromosomen der somatischen Kerne, sie vereinigen sich zu je zwei und bilden ein „Zygosom", das jetzt je einem bivalenten Chromosom der Reduktionsteilung den Ursprung gibt.

Weitere gleichlautende Mitteilungen wurden veröffentlicht von Strasburger (1906), Overton (1906) und Miyake (1906). Allen (1906) fand bei *Lilium canadense*, daß die Zahl der Chromatinzentren größer war als die Zahl der Chromosomen; Miyake hatte ähnliches auch gefunden.

Grégoire (1907) kam zu ähnlichen Ergebnissen wie Allen und sieht die Chromatinzentren nicht als „Gamosomen" an.

Tischler (1906) beschreibt die Chromatinzentren in den ruhenden prämeiotischen Kernen von *Bryonia* als eine Ansammlung von Körnchen an bestimmten Punkten, die Ähnlichkeit mit den Overtonschen Prochromosomen aufweisen; sie sind aber wechselnd an Zahl und Größe, und er vermag nicht anzugeben, ob schließlich jedesmal genau alles Chromatin in diesen Punkten aufgeht.

Mottier (1907) konnte bei *Podophyllum peltatum* nicht die genaue Zahl der Chromatinzentren bestimmen und fand, daß sie in Größe und Ausbildung variieren.

Rosenberg (1904, 1907, 1909) dehnte seine Untersuchungen auf eine größere Anzahl von Pflanzen aus und bleibt bei seinen früheren Angaben; ebenso findet er Gamosomen und Zygosomen. In Gemeinschaft mit Ostenfeld stellte er (1907) fest, daß bei *Hieracium auricula* die Zahl der Prochromosomen annähernd die gleiche ist wie die der Chromosomen. Bei *Crepis virens* stellte er (1909) fest, daß die Anzahl der Prochromosomen in wirklich ruhenden Kernen sechs, in den Pollenzellkernen drei beträgt. Hingegen konnte Beer (1912) bei demselben Objekt keine Chromatinzentren, die als Prochromosomen zu deuten wären, auffinden.

Während Rosenberg (1909) bei *Nuphar luteum* und *Pinguicula vulgaris* häufig weniger Prochromosomen fand, als der Zahl der Chromosomen entsprochen hätte, was er auf eine Verschmelzung der Prochromosomen zurückführt, entsprach im präsynaptischen Stadium von *Drosera longifolia*, *Dr. rotundifolia* und dem Bastard *Dr. obovata* die Zahl der Prochromosomen den Chromosomen. Lagerberg (1906) beschreibt den Gamosomen entsprechende tiefgefärbte Körperchen im ruhenden Embryosackmutterzellkern von *Adoxa moschatellina;* aber er konnte ihre Anzahl nicht mit der Chromosomenzahl in Übereinstimmung bringen.

Malte (1908) zeigte, daß die gesamte chromatische Substanz des ruhenden Kerns bei den Euphorbiaceen sich in einzelnen Chromatinkörnchen konzentriert. In den ruhenden vegetativen Kernen von *Mer-*

curialis annua stimmen die Körner nicht nur in Zahl, sondern auch in Größe und Aussehen mit den Chromosomen überein, so daß er überzeugt ist, daß sie in der Tat Chromosomen darstellen, die im Ruhezustand des Zellkerns ihre Individualität beibehalten. Andererseits konnte Nichols (1908) bei der Entwicklung des Pollens von *Sarracenia* weder eine Gleichmäßigkeit in der Zahl der Chromatinzentren noch ihre Übereinstimmung mit der Zahl der Chromosomen feststellen.

Lewis (1908) beschreibt den chromatischen Bestandteil der Ruhekerne von *Pinus* und *Thuja* als ziemlich große körnige Klumpen, die durch feine Lininfäden verbunden sind. Die Zahl der Klumpen ist groß im Vergleich zur somatischen Chromosomenzahl.

Schaffner (1909) zeigte, daß in den jungen Pollenmutterzellen von *Agave virginica* Prochromosomen von ungefähr der haploiden Chromosomenzahl auftreten; er glaubt, daß sie Paaren von somatischen Chromzentren entsprechen.

Lundegardh (1909) fand Gamosomen, die sich paarten, bei *Calendula officinalis* und *Achillea millefolium*, während bei *Trollius europaeus* einige sich paarten und andere vereinzelt blieben. Die Zahl der Chromatinklumpen bei *Trollius* ist bedeutend größer als die Chromosomenzahl, so daß man hier besser von Prochromosomenteilen als von Prochromosomen spricht.

Gates (1908) fand, daß die Chromatinzentren bei *Oenothera rubrinervis* keine Beständigkeit in Zahl, Größe oder Aussehen aufwiesen.

Davis (1909, 1910, 1911) fand Prochromosomen bei *Oenothera biennis*, *Oe. grandiflora* und *Oe. Lamarckiana* und ist der Überzeugung, daß sie aus der Telophase der letzten Teilung stammen.

Tahara (1910) fand in den jungen Pollenmutterzellen von *Morus* keine Chromatinzentren, aber kurz vor dem Eintritt in die Synapsis kamen die jetzt immer mehr wachsenden Prochromosomen, welche sich paarweise anordneten, zum Vorschein.

Ein ähnliches Verhalten gibt Nakao (1911) für die präsynaptischen Stadien von *Hordeum distichon*, *Triticum vulgare* und *Secale cereale* an.

Bei einigen Primeln sind nach Digby (1912) die prämeiotischen ruhenden Kerne einigermaßen frei von chromatischem Inhalt, aber im Beginn der Prophase treten allmählich Chromatinkörper auf. Sie entstehen als Tröpfchen aus dem Nukleolus, welcher sie absondert und allmählich chromatisch wird.

Frisendahl (1912) beschreibt kleine Körnchenpaare bei *Myricaria germanica* in den ruhenden Kernen. Sie sollen von den Chromosomen der letzten Telophase stammen, die eine Längs- und gleichzeitig eine Quersegmentierung ausführen. Ein Chromosom wird also durch zwei Paare von Chromatinkörnern, die durch parallele Lininfäden verbunden sind, repäsentiert. Digby (1914) gibt für *Crepis virens* in bestimmten Kernen zwar Chromatinzentren an, da sie aber weder in bestimmter Zahl auftreten noch das gesamte Chromatin des Kerns enthalten, sind sie nicht als „Prochromosomen" anzusprechen.

Von van Camp (1924) werden die Chromomeren als Übergangsstadien angesehen, die den Hin- oder Rücktransport der Nukleolarsubstanz anzeigen. Prochromosomen sind seiner Meinung nach Zurückbleibsel der Nukleolarsubstanz in den Chromosomen, sie kommen vor allem in älteren Kernen vor, und ihr Auftreten ist daher als eine Art Lähmung des Rekonstruktionsprozesses der Nukleolen anzusehen.

Die Nukleolen.

Im ruhenden Kern finden wir ein oder mehrere im allgemeinen kugelige bis ellipsoidische Gebilde, die sich bei Lebendbetrachtung des Kerns durch ihre starke Lichtbrechung gut hervorheben und im gefärbten Präparat starke Farbstoffspeicherung zeigen. Es sind dies die Kernkörperchen oder Nukleolen. Auf die Bedeutung der Nukleolen geht frühzeitig Schwarz (1884) ein. Nachdem er festgestellt hat, daß nach der Kernteilung in allen Geweben die Größe des Zellkerns anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen, findet er ähnliche Verhältnisse auch für das Kernkörperchen. Auch der Nukleolus wächst ziemlich rasch, um zuerst schneller, dann langsamer an Größe abzunehmen. Schwarz glaubt, daß in dem Kernkörperchen Stoffe abgelagert werden, die in späteren Stadien dem Kerne wieder zugute kommen: „Das Kernkörperchen tritt in Analogie mit dem Chromatingerüst des Zellkerns. Würde die chemische Zusammensetzung von Chromatingerüst und Nukleolen vollständig gleich sein, so wäre die Auffassung von Schmitz (1880) gerechtfertigt, die Nukleolen als bloße Chromatinkomplexe anzusehen. Die chemische Identität ist jedoch nicht bewiesen. Viel eher können wir der Ansicht von Flemming beistimmen, der in den Nukleolen Reproduktionsstellen des Chromatins sieht. Dies können sie auch bei chemischer Verschiedenheit von dem Chromatingerüst sein, indem bei der Ergänzung des Chromatingerüstes aus der Nukleolensubstanz noch chemische Veränderungen stattfinden können."

Ausführlich wurde das Verhalten des Kernkörperchens bei der Kernteilung zuerst von Zimmermann (1893) untersucht, der darauf aufmerksam machte, daß bei der Karyokinese häufig extranukleare Nukleolen auftreten. Er war der Meinung, daß die Kernkörperchen nicht bei jeder Teilung neugebildet würden, sondern sich stets voneinander ableiteten, so daß er glaubte den Satz aussprechen zu dürfen: Omnis nucleolus e nucleolo.

In seiner „Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns" kommt derselbe Autor (1896) zu dem Ergebnis, daß dieser Satz wahrscheinlich keine allgemeine Gültigkeit habe. Er erwähnt dort bereits die verschiedenen Ansichten über die Beziehungen der Kernkörperchen zu den Chromosomen, der achromatischen Kernfigur, den Zentrosomen und der Membranbildung. Von diesen Ansichten kommen für uns nur noch die Anschauungen über die Beziehungen zu den Chromosomen und zu der achromatischen Kernfigur in Betracht. Für den Zusammenhang der letzteren mit den Kernkörperchen trat damals Strasburger auf Grund seiner Untersuchungen an den Pollenmutterzellen von *Larix europaea* ein; über die Angaben, daß die Nukleolen zur Bildung der Chromosomen verwendet würden, äußert sich Zimmermann folgendermaßen:

„Daß die Substanz der Nukleolen bei der Bildung der Chromosomen Verwendung finden sollte, wurde von Went zunächst damit begründet, daß er in verschiedenen Fällen beobachten konnte, daß die Nukleolen oder die Zerfallsprodukte derselben während des Knäuelstadiums dem Kernfaden anliegen, und daß stellenweise nach dem Verschwinden derselben an dem sonst sehr gleichmäßig dicken Kernfaden lokalisierte Anschwellungen vorhanden waren. Ein Anschmiegen der Chromosomen an die Nukleolen wurde speziell für die Embryosackkerne der Amaryllideen neuerdings auch von Strasburger angegeben."

Schließlich sei noch erwähnt, daß Zimmermann an den Kernteilungsfiguren des Embryosackwandbelags von *Lilium Martagon* nach Fixierung mit Chromsäure und Platinchlorid und Färbung mit Fuchsin und Jodgrün in den Endstadien des Spirems beobachten konnte, daß einzelne rote Kugeln, die außerdem auch in großer Zahl in der Umgebung der betreffenden Kerne zu beobachten waren, den violett gefärbten Chromosomen teils seitlich ansaßen, teils auch ganz von denselben aufgenommen waren, so daß sie kleine Auftreibungen an denselben bildeten.

„Derartige Beobachtungen sprechen natürlich sehr dafür, daß Zerfallsprodukte der Nukleolen direkt von den Chromosomen aufgenommen werden".

„Außerdem wäre nun aber sehr wohl möglich, daß gelöste Nukleolarsubstanz von dem Kernfaden aufgenommen wird, und es läßt sich in der Tat das bereits besprochene tinktionelle Verhalten der Chromosomen zugunsten dieser Annahme anführen. Natürlich müßte aber dann die Änderung in dem tinktionellen Verhalten der Chromosomen stets mit dem Verschwinden der Nukleolen oder wenigstens mit einer Abnahme derselben zeitlich zusammenfallen. In der Tat wird denn auch von Went u. a. angegeben, daß ein zeitliches Zusammentreffen der beiden genannten Erscheinungen in manchen Fällen nachweisbar ist."

Über die Ansichten von der Bedeutung des Kernkörperchens berichtet im Jahre 1904 Körnicke: „Die Nukleolen in den Kernen der höheren Pflanzen sind verschieden von denjenigen der niederen. Aus denen der niederen gehen direkt Chromosomen hervor oder ihr Material wird bei der Chromosomenbildung verwandt (Mottier, Chamberlain). Die der höheren liefern nach Strasburger das Material zur Bildung der kinoplasmatischen Zellbstandteile. Allerdings mehren sich die Angaben, daß auch sie sich an der Chromosomenbildung beteiligen (Gardner, Duggar, Wager, Coker), eine Anschauung, die auf zoologischem Gebiete von Hertwig besonders vertreten wird. Vielleicht haben wir, worauf die neueren Literaturangaben hinweisen, in dem Nukleolus einen Reservestoffkörper vor uns, welcher je nach Bedarf sowohl Kinoplasma- wie Kernfadenmaterial liefert."

Hiernach stand also Strasburger auf dem Standpunkte, daß das Material der Nukleolen der höheren Pflanzen ausschließlich zur Spindelbildung benutzt wird.

In der 2 Tage vor seinem Tode abgesandten Niederschrift zur „Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre", die wir also als die letzte Wiedergabe des Standpunktes dieses Forschers auch in bezug auf diese Frage ansehen können, gibt Strasburger seiner Anschauung folgenden Ausdruck: „Hierauf verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die zwar schon vorher an Substanz eingebüßt hatten, weil sie zur Ernährung der Chromosomen beitrugen, im übrigen aber noch fortbestanden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf, und die Zytoplasmastrahlen wachsen, vermutlich die Substanz der geschwundenen Kernkörperchen hierzu verwendend, von den Polen aus in die Kernhöhle hinein."

Hieraus sehen wir, daß Strasburger seine frühere Auffassung nicht aufrecht erhalten hat, sondern dem Kernkörperchen auch eine Rolle in der Ernährung der Chromosomen zuspricht.

Schürhoff (1917) trat für alleinige Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen teils auf Grund der bisherigen in der Literatur veröffentlichten Zeichnungen als auch auf Grund eigener Beobachtungen ein.

Er wies vor allem auf die engen Beziehungen des Kernkörperchens zum Synapsisknäuel und die Abnahme der Färbbarkeit in der Diakinese hin und stellte vor allem fest, daß die Zunahme der Chromosomensubstanz gleichzeitig mit der Abnahme der Nukleolarsubstanz erfolge. Für die Unabhängigkeit der Spindelfasern von der Nukleolarsubstanz spricht auch das Verhalten der mit Chloralhydrat behandelten Kernteilungsbilder. Ferner spricht das Auftreten der Phragmoplasten im nukleären Endosperm außerordentlich gegen eine Beteiligung der Nukleolarsubstanz an diesen.

An den Kernen des Konnektivs von *Arum maculatum* konnte Schürhoff einen direkten Zusammenhang zwischen Kernkörperchen und Nukleolen beobachten. Mit der Zunahme der Färbung der Chromosomen geht die Abnahme der Färbbarkeit des Kernkörperchens Hand in Hand. Bei der Doppelfärbung Safranin-Wasserblau verliert das Kernkörperchen bei der Herausentwicklung der Chromosomen seine Affinität zum Safranin und ist zuletzt nur noch rein blau gefärbt, während die Chromosomen leuchtend rote Farbe zeigen. Schürhoff sieht daher das Kernkörperchen als Reservebestandteil für den Chromatinvorrat des Kerns an.

Zu fast ganz gleichen Vorstellungen gelangt van Camp (1924) bei seinen Untersuchungen an *Clivia miniata* Reg. Bei Eisenhämatoxylinfärbung zeigte sich, daß im Beginn der Prophase das Kernkörperchen mit den Elementen seiner Umgebung, zuerst mit dem Kernnetz, dann mit den ersten Anfängen der Chromosomenschleifen in Kontakt tritt. Gleichzeitig bilden sich die Chromosomen aus und beladen sich mit der färbbaren Substanz des Nukleolus, während dieser sich andererseits verkleinert, seine Färbbarkeit verliert und endlich verschwindet. Der Grad der Färbbarkeit der fertigen Chromosomen ist praktisch gleich der des Nukleolus in der Interphase. Die an den Polen angelangten Chromosomen geben ihre färbbare Substanz ab. Diese sammelt sich endlich in 1—2 Massen, d. h. der Nukleolus oder die Nukleolen werden wieder gebildet. Es findet also ein Transport der Nukleolarsubstanz zu den Chromosomen statt. Ob es sich aber nur um eine Ausstattung der Chromosomen mit Nukleolarsubstanz handelt, also um eine einfache Imprägnierung oder um eine verwickeltere Umwandlung, läßt sich durch die Heidenhainfärbung nicht entscheiden.

Bei Ehrlich-Biondifärbung zeigt sich, daß der Nukleolus eine azidophile Substanz besitzt, die also kein Chromatin ist. Die Nukleolarsubstanz verliert beim Übergang auf die Chromosomen ihren azidophilen Charakter und die Chromosomen verhalten sich basophil. Die nicht verbrauchte Nukleolarsubstanz wird ausgestoßen und im Zytoplasma resorbiert. In der Telophase geben die Chromosomen eine Substanz ab, welche wieder die Kennzeichen der Nukleolarsubstanz annimmt.

Die Nukleolarsubstanz hat also auch nach van Camp mit der Spindelbildung nichts zu tun.

Cavara (1902) gibt an, daß die Nukleolen der höheren Pflanzen aus Chromatin und Plastin bestehen; das Plastin soll im Innern des Nukleolarkörpers sich vorfinden, während das Chromatin seine Oberfläche bildet, Longo (1898) behauptet allerdings, daß Cavara nur hohle, von der gewohnten Nukleolarsubstanz gebildete Kernkörperchen vor sich gehabt habe. Doch konnte auch Hottes, nach den Mitteilungen Strasburgers (1900), durch bestimmte Kulturen Nukleolen erhalten, die denjenigen Cavaras entsprachen. Nach Cavaras Beobachtungen können sich beide den Nukleolus aufbauenden Teile voneinander trennen, ins-

besondere soll dies im „Sichelstadium" des Nukleolus während der Synapsis der Fall sein.

Coker (1903) gibt für den Kern der Zentralzelle von *Taxodium* einen Chromatinnukleolus, für den der Eizelle einen Plastinnukleolus an.

Von Huß (1906) wurden im Nukleolus des primären Endospermkerns und der Antipoden bei den Ranunculaceen oft kristallähnliche Gebilde beobachtet.

Nach Russow (1899) bilden sich die Kristalloide in den Zellkernen durch Umbildung der Nukleolen. Zuerst tritt eine Vermehrung der Nukleolen ein; dann tritt eine Verschmelzung ein und durch einen Kristallisationsprozeß entstehen dann die regulär ausgebildeten Proteinkristalle.

Bemerkenswert ist endlich, daß Nawaschin bei *Tradescantia virginica* berichtete, daß ein Chromosom sich wie ein Nukleolus verhielt. Licent (1921) will in den jungen Zellen des Meristems von *Mercurialis*, *Euphorbia*, *Ricinus*, ferner bei *Buxus*, *Callitriche* und *Ceratophyllum* beobachtet haben: 1. Ausnahmsweises Erhaltenbleiben der Nukleolen oder des Nukleolus bis zum Ende der Zellteilung; 2. funktionelle Analogie gewisser Chromosomen mit den Nukleolen.

Auch Lewis (1923) tritt für einen periodischen Wechsel der Chromatin- und Nukleolarsubstanz bei der Kernruhe bzw. Kernteilung ein.

Die biologische Bedeutung der Nukleolen behandelt ferner vor allem Meyer (1918). Er ist der Ansicht, daß die Nukleolen in den Kernen genau so als isolierte Fremdkörper liegen wie die Stärkekörner in den Trophoplasten. Schon Zacharias fand, daß sich das Verschwinden der Nukleolen in den Laubblättern von *Galanthus* durch Verdunkeln der Blätter beschleunigen ließ. Von Kiehn wurden diese Beobachtungen bestätigt. Er beobachtete bei Galtonia ferner Kerne, welche reichlich Eiweißkristalle und dafür keine Nukleolen besaßen. Němec sah in Kernen, die er durch Plasmolyse zur Rekonstruktion gezwungen hatte, manchmal keine Nukleolen entstehen.

Die Nukleolen wachsen in den jungen Kernen der Gewebezellen sofort nach deren Entstehung beim Kernteilungsprozeß heran. Ob zu ihrer Bildung Lösungsprodukte des Kernkörpereiweißes des Mutterkernes Verwendung finden, weiß man noch nicht, da die Bildung der Nukleolen in den Tochterkernen ebenso vor sich geht, wenn der Nukleolus des Mutterkernes nicht gelöst wurde, wie wenn er vollständig gelöst wurde.

Es wäre nach Meyer (1918) nicht unmöglich, daß die frühzeitige Lösung der Nukleolen deshalb vorteilhaft wäre, weil sie bei der Ausbildung und Bewegung der Kernteilungsfigur stören.

Aus allen diesen Ansichten ergibt sich, daß die Nukleolen nicht ein unbedingt notwendiges Kernelement darstellen, sondern nur dort in die Erscheinung treten, wo die Chromosomen einen mehr oder weniger großen Bestandteil ihres Chromatingehaltes in einer anscheinend veränderten Form ablagern, oder wo der Kern als Reserve für die demnächstige Teilung und die damit verbundene Verdopplung der Chromatinmenge für ein entsprechendes Vorratsmaterial sorgt.

Da wir aber auf Grund unserer Anschauungen über die Individualität der Chromosomen und ihre Rolle als Vererbungsträger annehmen müssen, daß das Chromatin, welches die Erbmasse der einzelnen Chromosomen enthält, nicht im Nukleolus vereinigt ist, sondern in jedem individualisierten Chromosom als eine Grundsubstanz, die der Träger der spezifischen Eigen-

schaften ist, für sich getrennt gehalten wird, könnte man zweckmäßig diese Vererbungssubstanz als Idiochromatin und jene Derivate der Chromosomensubstanz, die während der „Ruhe" des Kerns sich im Kernkörperchen sammeln und vor allem die starke Färbbarkeit der Chromosomen bedingen, als Trophochromatin gemäß der Terminologie Strasburgers bezeichnen.

Gelegentlich wird Nukleolarsubstanz durch die Kernmembran in das Zytoplasma ausgestoßen. Dies findet z. B. bei der Synapsis von *Galtonia candicans* und *Crepis virens* nach Digby (1909, 1914) und ferner nach Lubimenko und Maige (1907) statt.

Vor allem tritt v. Derschau (1904) für eine Wanderung nukleolarer Substanz in. Er sieht in der Nukleolarsubstanz einen Reservekörper allgemeiner Natur. Er findet außer den Beziehungen zwischen Nukleolus und Chromosomen, sowie kinoplasmatischen Strukturen, daß die Nukleolarsubstanz auch bei der Wandbildung und Wandverdickung direkte Verwendung findet. Die Nukleolen wandern dabei nach der Seite des Kerninneren hin, in dessen Nähe die Membranbildung vor sich geht; auf bestimmten Leitungsbahnen soll ihre Substanz nach den Verbrauchsorten transportiert werden. Diese Anschauung lehne ich völlig ab.

Die Zentrosomen und Blepharoplasten.

Die Zentrosomen und Blepharoplasten sind als zytoplasmatische Gebilde zu betrachten, die aber funktionell dem Kern angehören und deswegen hier behandelt werden.

Zentrosomen kommen bei den Phanerogamen nicht vor. Da aber die Zentrosomen im ganzen Tierreich nachgewiesen sind und sich gleichfalls in vielen kryptogamen Pflanzengattungen haben nachweisen lassen und endlich ähnliche Bildungen, die „Blepharoplasten", bei der Spermatogenese einiger Gymnospermen vorgefunden wurden, ist es verständlich, daß von den verschiedensten Autoren immer wieder die Phanerogamen auf das Vorhandensein von Zentrosomen untersucht sind. Die mannigfachen positiven Angaben sind, wie durch spätere Autoren nachgewiesen wurde, größtenteils auf extranukleare Nukleolen und ähnliche Bestandteile der Zelle zurückzuführen.

Im Jahre 1891 erschienen die ersten Mitteilungen über Zentrosomen im Pflanzenreich, und zwar von Guignard, der das Vorkommen derselben für die Pollen- und Embryosackmutterzellen angab. Nach seinen Beobachtungen sollten zwei mit je einem Zentrosom versehene Sphären am ruhenden Kern dicht nebeneinander liegen. Zu Beginn der Teilung wanderten diese Sphären an zwei entgegengesetzte Punkte des Kerns, die den Polen der späteren Spindel entsprächen. Um die Sphären träten radiär verlaufende deutliche Plasmastrahlungen auf. Die nach dem Kern zu liegenden und dort aufeinandertreffenden Fasern bildeten die Spindeln. Zur Zeit, wo die Tochterchromosomen auseinanderwichen, sollten sich Zentrosomen und Sphären an jedem Pol teilen, so daß die beiden Tochterkerne wieder mit zwei Sphären versehen wären. Wegen der wichtigen Rolle bei der Kern- und Zellteilung schlug er für die Zentrosomen mit den Strahlungen den Namen „Sphères directrices" vor.

Besonderes Aufsehen machte eine zweite Abhandlung „Nouvelles études sur la fécondation". In ihr gab Guignard (1891) eine große An-

zahl von Abbildungen. Er schilderte Zentrosphären für alle Entwicklungsstadien in Pollen- und Embryosackmutterzellen von *Lilium Martagon*. Auch in rein vegetativen Zellen, wie in dem Endoperm derselben Pflanze, ferner in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* konnte er sie nachweisen. Er nahm denn auch auf Grund seiner Untersuchung an, daß die Zentrosphären konstante Organe innerhalb der Zelle darstellen. In derselben Arbeit verfolgte er auch das Verhalten der Sphären bei der Befruchtung von *Lilium Martagon*. Er beschrieb eine „Quadrille des Centres", die mit der kurz vorher von Fol am tierischen Objekt beobachteten im wesentlichen übereinstimmte.

Kaum war diese Arbeit Guignards bekannt geworden, als von verschiedenen Seiten die Suche nach den Zentrosomen begann. Die Bilder Guignards waren so klar, seine Angaben so überzeugend, daß man zunächst nicht an dem Vorhandensein dieser Gebilde bei den Pflanzen zweifelte. Jeder, der auch heute noch seine Abbildungen vor sich hat, kann es sich nicht vorstellen, wie ein Autor von solcher Bedeutung in allen Fällen derartig markierte Gebilde gesehen haben kann, die in Wirklichkeit nicht vorhanden waren. Man kann sich nur denken, daß diese Abbildungen und Untersuchungsergebnisse unter dem frischen Eindrucke der zoologischen Befunde entstanden sind.

Es erschienen nunmehr eine Reihe von Arbeiten, die Zentrosomen bei Diatomeen, Braunalgen und Farnen nachwiesen.

Dann gab Overton (1893) Zentrosomen bei *Ceratozamia* an.

Darauf wollte Schaffner (1894, 1896, 1897, 1898) Zentrosomen in den Fortpflanzungszellen von *Lilium Philadelphicum*, ferner der Wurzel von *Allium Cepa* und weiterhin im Embryosack von *Alisma Plantago* und *Sagittaria* gefunden haben.

Es folgten Angaben über Zentrosomen von Demoor (1895) in den lebenden Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia*, die der Kälte ausgesetzt waren. In den Pollenmutterzellen von *Larix* glaubte Strasburger (1895) möglicherweise ebenfalls Zentrosomen zu erkennen. Für Ranunculaceen beschrieb sie Mottier (1895). Für die vegetativen Zellen von *Pinus* Fulmer (1898). Man war zu dieser Zeit geneigt, das Vorhandensein von Zentrosomen auch für höhere Pflanzen allgemein anzunehmen.

Doch schon Farmer (1895) fand, daß die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* ganz ohne Verbindung mit Zentrosomen vor sich gehe, daß sich dort derartige Körper gar nicht, wohl aber häufig extranukleare Nukleolen beobachten ließen, nach welchen hier Kinoplasmafasern verlaufen konnten.

Auch Zimmermann (1896) konnte bei *Lilium Martagon* keine Zentrosomen nachweisen.

Eine völlige Klarstellung der Verhältnisse erfolgte aber erst durch die „Cytologischen Studien aus dem Bonner Institut" (1897). Hier wurde der Nachweis des Nichtvorhandenseins von Zentrosomen bei den Phanerogamen und das unzweifelhafte Vorhandensein derselben bei verschiedenen Kryptogamen festgestellt.

Guignard (1898) hielt demgegenüber an seiner Anschauung fest, wenngleich er zugibt, nicht überall, wo sie zu erwarten waren, jene Körper gefunden zu haben, die er als Zentrosomen deuten möchte. Doch der rechte Glauben an das Vorhandensein dieser Körper bei den höheren Gewächsen

war geschwunden. Anscheinend auch bei Guignard selbst, wie der Vergleich der Abbildungen in seinen späteren Arbeiten über die doppelte Befruchtung in den verschiedenen Familien erkennen läßt.

Nachdem Strasburger (1899) nochmals die Angaben geprüft und nach eingehenden Untersuchungen sich gegen das Vorhandensein der Zentrosomen bei höheren Pflanzen ausgesprochen hatte, schien der Streit entschieden zu sein.

Doch schon ein Jahr später gab Bernard (1900) für *Lilium candidum*, *Helosis guyanensis* und *Lilium Martagon* sowohl in generativen, wie in vegetativen Zellen Zentrosomen an, dann fand Yamanouchi diese Bildungen in den Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum* und Schaffner in den Embryosackmutterzellen und vegetativen Zellen von *Erythronium*.

Bernard fand, daß die Zentrosphären, die er beobachtete, keineswegs so wohl ausgebildet auftraten, wie sie Guignard angibt. Die Sphären selbst waren in manchen Stadien gar nicht zu beobachten, auch war sowohl die Zahl der Zentrosphären am Kern wie die Zahl der Zentrosomen in der Sphäre und ihre Form verschieden.

Yamanouchi fand seine Zentrosomen an den Kernen der Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*. Auch ihm gelang es nicht, in allen Stadien Zentrosphären zu beobachten, ferner traten diese Gebilde nicht in bestimmter Form auf.

Noch 1906 veröffentlichte Perriray seine Mitteilungen über das Auftreten von Zentrosomen bei *Allium ursinum*, *Iris germanica*, *Narcissus radiiflorus*, *Galanthus nivalis*, *Leucojum vernum* und *Tulipa*. Er nimmt zwei Arten von Nukleolen an, von denen die eine bei der Kernteilung die Zentrosomen bilden soll.

Von Schaffner wurden endlich Zentrosomen für generative und vegetative Kerne von *Erythronium* angegeben; doch lassen Text und Abbildungen es bereits als unwahrscheinlich gelten, daß es sich hier um Zentrosomen handelt.

Zur Klärung der Sachlage berichtete Körnicke (1904) über seine Untersuchungen an Mutterzellen des Pollens und Embryosackes und an vegetativen Zellen von *Lilium candidum* und *Lilium speciosum*; von letzterem wurden auch die Pollenschläuche untersucht, ferner an Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum*.

Das Studium aller Objekte ergab nicht den geringsten Anhaltspunkt für das Vorhandensein von Zentrosomen. Die Spindelpole endigten immer in der Hautschicht, sie waren öfters in mehrere Spitzen gespalten, die sich hier und da kreuzen konnten. Eine Endigung der Spindelpole, zumal in solcher Entfernung von der Hautschicht, wie sie Guignard für *Lilium Martagon*, Yamanouchi für *Lilium longiflorum* abbildete, war niemals zu beobachten; Zentrosomen infolgedessen auch an diesen Stellen nicht nachzuweisen.

Auch bei der Teilung des generativen Kerns im Pollenschlauch von *Lilium Martagon* und *Lilium speciosum*, sowie bei der Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn von *Triticum* und *Alisma*, ferner an den Teilungsbildern im Pollen von *Iris germanica* und *Pseudacorus* wurden keine Zentrosomen aufgefunden.

Endlich untersuchte Körnicke noch die Pollenmutterzellen von *Larix* und *Nymphaea*, gleichfalls mit negativem Erfolg.

Ebensowenig konnte Körnicke in den Embryosäcken von *Lilium Martagon* und *Lilium candidum*, sowie von *Alisma Plantago* Zentrosomen nachweisen.

Hieran schließen sich noch die Beobachtungen von Strasburger (1901) bei *Asclepias*. Die Spindelenden erreichen nicht die Hautschicht, Zentrosomen fand Strasburger nicht, für deren Vorhandensein in den Pollenmutterzellen von *Asclepias* Raciborski (1897) eintrat. Auch die späteren Untersuchungen über *Asclepias* von Gager (1902), Frye (1902) und Dop (1902) waren in bezug auf die Auffindung von Zentrosomen negativ.

Hiernach scheint es, daß in der Mehrzahl von Fällen extranukleare Nukleolen mit Zentrosomen verwechselt wurden. Besonders auch die von Demoor der Kälte ausgesetzten Zellen der Staubfadenhaare von Tradescantia beobachteten Gebilde lassen sich nach den Beobachtungen von Hottes, die Strasburger (1900) mitteilt, sowie von Schrammen (1902) an Pflanzenteilen, die der Kälte ausgesetzt waren, als extranukleare Nukleolen bestimmen.

Anders verhält es sich mit den Blepharoplasten, d. h. jenen anfangs kugeligen Körpern, welche bei bestimmten Phasen der Spermatogenese einiger Gymnospermen auftreten, die sich später zu einem längeren Bande strecken und als Zilienbildner fungieren. Auf der einen Seite werden diese Körper als homolog mit den Zentrosomen angegeben, während andere Autoren diese Homologie in Abrede stellen. Auf die Entwicklung dieser Organe wird im Abschnitt: „Der männliche Gametophyt der Gymnospermen“ eingegangen werden.

Die Mitose oder „typische“ Kernteilung.

Der Verlauf der Kernteilung.

Unter „typischer“ Kernteilung verstehen wir jenen Kernteilungsvorgang, der vielfach auch als „vegetative“ oder „somatische“ Kernteilung bezeichnet wird. Dieser typischen Kernteilung steht einesteils die „allotypische“ gegenüber, zu der die „heterotypische“ und die „homoeotypische“ gehören, andernteils die „atypische“, worunter wir solche Kernteilungsvorgänge zusammenfassen, die, wie etwa die pathogenen, einen konstanten Typus nicht aufweisen.

Das Wesen der typischen Kernteilung besteht darin, daß durch Längsspaltung die einzelnen Chromosomen verdoppelt werden und dann die Längshälften der Chromosomen gleichmäßig auf die beiden Tochterkerne verteilt werden. Auf diese Weise werden den beiden Tochterkernen die einzelnen Pangene des Mutterkerns in gleicher Vollkommenheit zugeteilt.

Bei Beginn der Teilung treten im Gerüstwerk dichtere Stellen hervor, auf welche das übrige Gerüstwerk langsam eingezogen wird. Wo Knotenpunkte im Gerüstwerk schon vorher sich zeigten, bilden sie auch die Orte der nunmehrigen Sammlung. Dadurch verkleinern sich die Lücken im Kerngerüst an diesen Stellen, während sie an anderen zu weiteren Zwischenräumen anwachsen. Es bilden sich so dichtere, deutlich unterscheidbare Teile, die bald eine längliche Form und stärkeres Färbungsvermögen anzunehmen beginnen.

Diese zonenweise erfolgende Längsstreckung tritt durch engeren Zusammenschluß der Chromatinmassen immer mehr hervor, so daß man bald von bandförmiger

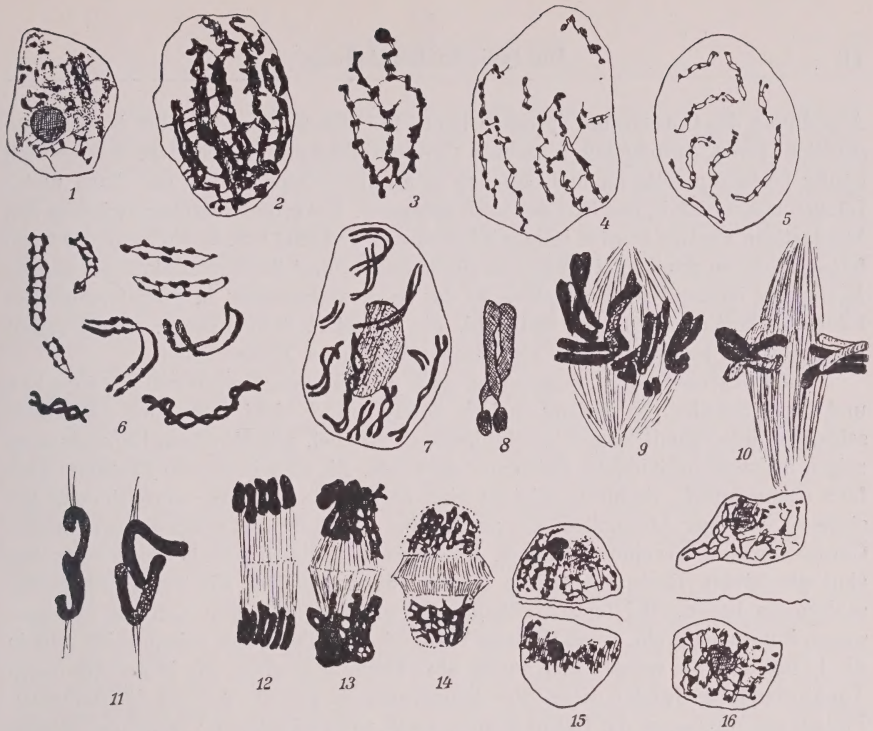


Abb. 3. Die typische Kernteilung von *Najas marina*.

1. Beginnende Prophase. Bei tiefster Einstellung und nur ein größerer Teil des Kernes gezeichnet. Man beachte die Ähnlichkeit mit 16. Vergr. 1400. 2. Die Verdichtung der Substanz hat weitere Fortschritte gemacht. Die zackigen Bänder verlaufen parallel. Man unterscheidet schon größere und kleinere Bezirke, den verschiedenen Größen der späteren Chromosomen entsprechend. Prophase. Vergr. 1800. 3. Ausbildung der perlschnurartig angeordneten Chromomeren in fortschreitender Entwicklung. Die Anastomosen verbinden sie immer spärlicher; sie nehmen an Größe ab, an Zahl zu. Die Chromosomen nehmen einen zickzackartigen Verlauf an; nur ein Teil derselben gezeichnet; Nukleolus fortgelassen. Prophase. Vergr. 2250. 4. Die Chromosomen haben sich zu ihrer größten, definitiven Länge ausgesponnen und lassen deutlich ihre Zusammensetzung aus Chromatinscheiben und sie verbindende Lininbrücken erkennen. Nukleolus fortgelassen und nur ein Teil der Chromosomen eingezeichnet. Prophase. Vergr. 2250. 5. Spaltung der Lininabschnitte zwischen den Chromomeren. Nur die Chromosomen eingezeichnet, die in Aufsicht bei der gleichen Einstellung zu sehen sind. Nukleolus fortgelassen. Prophase. Vergr. 2250. 6. zeigt den Längsspaltungsvorgang einzelner Chromosomen. Spaltung der Chromomeren und ihr Auseinanderrücken; vollendete Spaltung mit noch deutlich isolierten Tochterchromomeren; das Wandern des Chromatins in Längsrichtung des Chromosoms (oder die Chromomerenverschmelzung in verschiedenen Stadien); die Chromosomen haben sich homogenisiert und lassen ihre frühere Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinscheiben nicht mehr erkennen, besonders auffällig das schraubige Umwinden der Tochterchromosomen. Prophase. Vergr. 2250. 7. Prophase mit längsgespaltenen Chromosomen. Die spiralige Anordnung der Chromosomen verschwindet rückläufig. Nur die Chromosomen fast gleicher Einstellung gezeichnet. Der Nukleolus in der Mitte des Kernraums wird heller und fängt an zu desorganisieren. Die Kernhöhle nimmt elliptische Gestalt an. Vergr. 1200. 8. Chromosom aus der Kernplatte, definitive Größe und Form zeigend. Das Chromosom trägt an seinen überkreuzten Enden ein ganz kleines Chromosom (Trabant!) ebenso gespalten wie das große. Vergr. 2250. 9. Beginn der Metaphase; die Mutterchromosomen werden gespalten in die Ebene der Kernplatte eingeordnet. Die größeren kommen vom oberen Pol, die kleineren vom unteren. Spindelansicht. Vergr. 1800. 10. Beginn des Auseinanderweichens der Chromosomen. Nur zwei mittelgroße Paare eingezeichnet. Spindelansicht. Vergr. 1500. 11. Zwei einzelne größte und mittelgroße Chromosomen beim Trennungsvorgang. Das große Chromosom wird von den Zugfasern in der Mitte gefaßt und zeigt infolgedessen V-förmige Gestalt; das mittelgroße hängt hakenförmig, kurz vor einem seiner Enden an den Zugfasern. Spindelansicht. Vergr. 1500. 12. Telophase in Polansicht. Zustand der „Zusammenballung". Die Kerne haben die weiteste Entfernung von der früheren Äquatorialebene erreicht. Beginn der Ausbildung der Verbindungsfäden. Kernmasse sieht trotz 1500facher Vergrößerung sehr klein aus im Vergleich zu früheren oder späteren Stadien. 13. Der Kern lockert sich wieder auf; die sich wieder isolierenden Chromosomen spreizen mit ihren Enden auseinander; sie treten durch Brücken verbunden aus dem Zustande der Zusammenballung heraus. Anfang der Alveolisierung. Dabei nähern sich die Kerne der Zellplatte, die jetzt deutlicher ins Auge fällt. Vergr. 1500. 14. Telophase in Spindelansicht. Auflockerung schreitet weiter fort. Alveolen und Anastomosen vermehren sich. Nur die bei höchster Einstellung sichtbaren Chromosomen sind eingezeichnet. Die Chromosomen verlaufen parallel zueinander. Kernwandbildung. Die Chromosomen bleiben mit ihren Enden unverbunden. Das Chromosomennetz tritt an die Kernwand. Vergr. 1500. 15. Telophase in Spindelansicht. Der Nukleolus wird gerade ausgebildet. Färbbarkeit der Chromosomen läßt nach. Der Kern nimmt immer wabigere Struktur an und wird größer. Die Kerne nähern sich der Zellwand, die fast fertig ausgebildet ist und strecken sich sehr in die Breite. Vergr. 1500. 16. Telophase in Spindelansicht, später als die vorige Figur. Große Ähnlichkeit mit Abb. 1 der Prophase. Der Kern nimmt weiter an Größe zu unter fortschreitender Auflockerung. Vergr. 1500.

Anordnung des Chromatins sprechen kann. Die Bänder verraten aber immer noch deutlich ihren Aufbau aus einzelnen Chromatinkomplexen. Letztere ordnen sich häufig perlschnurartig an und täuschen so mitunter Doppelreihen vor. Auch kleine Lücken lassen sich in den Streifen noch erkennen. Die großen Flächen zwischen den bandartigen Partien werden immer inhaltsleerer und sind nur noch hier und da von feinen Fädchen durchsetzt. Während dieser Zeit nimmt die Färbbarkeit der ganzen Kernmasse dauernd zu. Schließlich ist das ganze Gerüstwerk in wurmförmige Gebilde von bestimmter Länge und Zahl, die sich stark färben lassen, umgewandelt Diese Gebilde bezeichnet man als Chromosomen oder Kernschleifen.

Die Enden der Chromosomen sind nach den Untersuchungen von Grégoire und seiner Schüler von Anfang an frei, untereinander nicht verbunden. Die Kernschleifen bilden somit keinen kontinuierlichen Knäuel. Die einzelnen Chromosomen zeigen meistens individuelle Größenunterschiede. Sie sind in diesem Zustande vielfach eingeschnürt; dadurch entsteht eine Längsreihe größerer, unregelmäßig gestalteter, zackiger Abschnitte, die durch feine Ausläufer mit solchen benachbarter Chromosomen in Verbindung stehen. Man bemerkt in ihnen noch hellere Flecke, dies sind die letzten Reste ehemaliger Lücken, dünne Stellen, die das Licht durchschimmern lassen. Bei fortschreitender Entwicklung schnüren sich die Chromosomen immer mehr ein, werden unter Verdichtung dünner und spinnen sich sehr in die Länge aus. Sie werden hier häufig über zweimal so groß, wie in der künftigen Äquatorialplatte. Infolge dieses Streckungsvorgangs und des dadurch entstehenden Platzmangels nehmen die Chromosomen einen zickzackartigen Verlauf an. Häufig findet man zu dieser Zeit eine spiralige Drehung der Kernschleifen um ihre Längsachse.

Durch Einziehung der sie immer spärlicher verbindenden Querfäden erhalten die Chromosomen glatte Ränder.

Die Anordnung der Chromosomen an der Kernwandung ist oft so, daß sich ein Pol und ein Gegenpol an der Kernfigur erkennen lassen. Diese Pole entsprechen, ihrer Orientierung nach, der Pol- und Äquatorialseite des Kerns bei seiner Entstehung. Sie stützen, neben vielen anderen Gründen, die Annahme des Fortbestehens der Individualität der Chromosomen im ruhenden Kerngerüst.

Die Kernschleifen flachen sich nun bandartig ab, und es wird in ihnen ein Spalt sichtbar, der sie in je zwei gleiche Längshälften zerlegt. Die Teilung, die zweifellos auf einer Teilung der Chromatinscheiben beruht, erfolgt senkrecht zu der Ebene, in der sich die Chromosomen zuvor schon abgeflacht zeigten.

Inzwischen hat sich von außen an der Kernwandung Zytoplasma angesammelt und ist dann nach zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns, den Stellen, an welchen die beiden Teilungspole entstehen sollen, gewandert. Dort sondert sich dieses Zytoplasma in Fasern, die an einem gemeinsamen Punkt, dem Pol zusammentreffen.

Während Strasburger annahm, daß sich „Kinoplasma“ an den beiden Polen ansammle, ist man heute mehr zu der Ansicht geneigt, daß bei den Polen die Maschen des Zytoplasmas sehr klein werden, wodurch der Eindruck von Fäden erweckt werden kann.

Ist jedoch die Zahl der Chromosomen außergewöhnlich zahlreich, so können die Fasern der entsprechend breiten Kernplatte nicht mehr sich in Polen vereinigen, die Fasern verlaufen dann mehr oder weniger parallel. Daß es sich hier nicht um Artcharaktere, sondern um Anpassungen handelt, erkennen wir aus solchen Fäden, in denen zwar normalerweise die Spindelfasern in einem Pol zusammenneigen, wo aber bei Erhöhung der Chromosomenzahl des Kerns, was auf experimentellem Wege leicht zu erreichen ist, die Spindel sehr breit wird und nicht mehr zu einem Pol sich vereinigt.

Nunmehr verschwinden im Kerninnern die Kernkörperchen, die bereits allmählich immer substanzärmer geworden waren. Ein etwaiger Überschuß an Kernkörperchensubstanz verteilt sich im umgebenden Zytoplasma, um dort sogenannte „extranukleare Nukleolen" zu bilden. Zugleich löst sich die Kernwandung auf und die Zytoplasmastrahlen wachsen von den Polen aus in die Kernhöhle hinein, um von entgegengesetzten Seiten her einerseits auf die Chromosomen zu stoßen, andererseits einander zu begegnen und von einem Pol zum anderen reichende Fasern zu bilden.

Die auf die beiden Teilungspole zentrierten Fasern stellen zusammen eine spindelförmige Figur dar, die daher als Kernspindel bezeichnet wird.

In die Äquatorialebene dieser Spindel werden von den Spindelfasern die Chromosomen eingereiht, wo sie jetzt die Kernplatte bilden.

Wie wir später sehen werden, stammt die eine Hälfte der Chromosomen vom Vater, die andere von der Mutter; es ist hervorzuheben, daß die elterlichen Chromosomen in den somatischen Teilungen nicht zwei getrennte Gruppen bilden, daß vielmehr die homologen Chromosomen in gegenseitiger Nähe sich befinden.

Müller (1910) macht besonders auf das paarweise Zusammenlagern der homologen Chromosomen bei *Yucca* aufmerksam.

Bonnet (1912) ist allerdings der Ansicht, daß in den somatischen Kernen von *Yucca* ein paarweises Zusammenlagern der einander homologen Chromosomen nicht notwendig ist und, wo es vorkommt, nur auf Zufall beruht. Doch ist diese Beobachtung später von zahlreichen Forschern sichergestellt worden, so daß an der paarweisen Gruppierung homologer Chromosomen nicht zu zweifeln ist. Wichtig für die Beurteilung ist auch das Verhalten der triploiden Endospermkerne, bei denen auch drei homologe Chromosomen sich zusammenlegen können.

Im Gegensatz zu dem normalen Verhalten der Trennung der gespaltenen Chromosomen, die gleichzeitig (simultan) verläuft, fanden Fuchs und Ziegenspeck (1924) bei verschiedenen *Orchis*-Arten, daß die Chromosomen sich sukzedan spalteten, und zwar sowohl bei den vegetativen (typischen) wie bei den allotypischen Teilungen.

In einigen Fällen hat man bei gewissen Gymnospermen gefunden, daß in der Kernplatte der ersten Teilung der Komplex der väterlichen und mütterlichen Chromosomen noch getrennt auftrat und nur bei *Pinus Strobus* erscheinen nach Ferguson (1904) auch in den Prophasen des zweiten Teilungsschrittes zwei Knäuel getrennt nebeneinander. Für den dritten, im unteren Ende der Eizelle sich vollziehenden Teilungsschritt soll Ähnliches gelten, doch treten die Kernplatten als einheitliches Gebilde auf. Dieses Verhalten von *Pinus Strobus* ist nach Strasburger (1905) unschwer zu begreifen; folgen doch im Zytoplasma der Gymnospermeneizelle, ohne von Zellteilungen zunächst begleitet zu sein, mehrere Kernteilungen aufeinander, bevor es zur eigentlichen Keimanlage kommt. Für letztere dürfte aber erst der formative Einfluß der Chromosomen in Betracht kommen.

Nachdem aber auch für die Angiospermen nachgewiesen wurde, daß in den ersten Teilungen des Kopulationskernes sowohl der Eizelle als auch des Endosperms die väterlichen und mütterlichen Chromosomenkomplexe getrennt bleiben, dürfte die Erklärung Strasburgers nicht mehr genügen.

Wie wir später noch sehen werden, findet in den diploiden Kernen — und auch den triploiden Endospermkernen — allmählich eine paarweise Anordnung der homologen Chromosomen statt, die wir als Vorbereitung auf die Kopulation der Chromosomen in der Synapsis auffassen können. Wenn wir er-

wägen, daß die Diploidgeneration bei vielen Algen nur aus einer einzigen Zelle besteht, wo also in dieser Zelle dann gleich auch die synaptische Kopulation der Chromosomen stattfindet, während die Diploidgeneration der Phanerogamen viele Tausende von Zellgenerationen umfaßt, so ist es

Abb. 4. *Allium Cepa.* Kern- und Zellteilung in der Wurzelspitze. Prophase und Metaphase. (Nach Buchner.)

verständlich, daß die paarweise Anordnung hier erst allmählich zustande kommt. Die paarweise Anordnung der Chromosomen in den vegetativen Kernen ist an sich unwesentlich und trägt gewissermaßen den Charakter einer „Verlobungszeit". Der Kopulationskern selbst ist in jedem Falle charakterisiert durch das Vorhandensein der väterlichen und mütterlichen Pangene, ob diese nun paarweise angeordnet sind oder nicht, spielt keine Rolle.

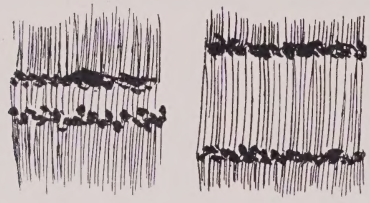
Bemerkenswert ist, daß nach Belling und Blakeslee (1922) bei triploiden Rassen von *Datura stramonium* die drei homologen Chromosomen in einem bestimmten Stadium der späten Prophase oder der Meta-

Abb. 5. *Allium Cepa.* Kern- und Zellteilung in der Wurzelspitze. Anaphase und Telophase. (Nach Buchner.)

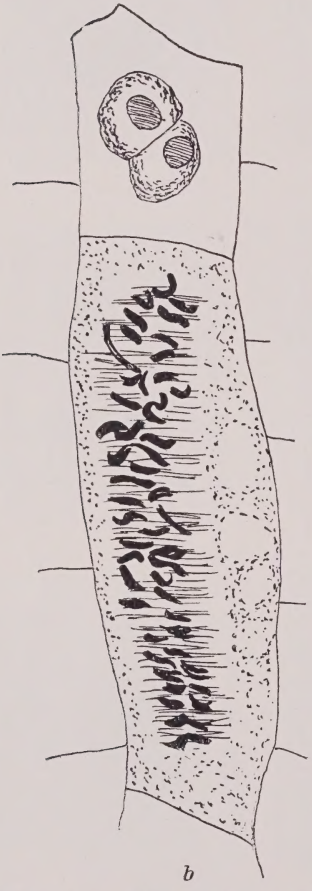
phase der Reduktionsteilung „Drillinge" bilden, von denen zwei Gemini an den einen Pol, der andere an den anderen Pol wandert, so daß in den Tetraden verschiedene Chromosomenzahlen vorhanden sind.

Meistens tritt jedoch der Fall ein, daß bei den allotypischen Teilungen von Eltern mit ungleicher Chromosomenzahl sich die Chromosomen der

einen Eltern mit der entsprechenden Anzahl der anderen zu Gemini paaren, während die überzähligen Chromosomen ungepaart bleiben. Diese überzähligen Chromosomen können nun entweder alle oder größtenteils aus der Kernspindel in das Zytoplasma ausgestoßen werden, wo sie dann Kleinkerne bilden können oder zugrunde gehen, oder aber sie können



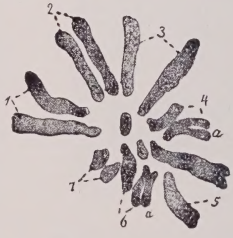
a



b

Abb. 6. Kernspindeln, die nicht in einem Pole zusammenneigen. a aus der Knolle von *Solanum tuberosum*. Vergr. 1000. b tetradiploide Kernteilungsfigur aus einer dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel von *Pisum sativum*. (Nach Němec 1910.)

a



b

Abb. 7. a *Nerine rosea*. Kernplatte in Polansicht. Chromosomen durchweg in Paaren. a_1 und a_2 sind zufällig nicht gepaart. Vergr. 2250. (Nach Cl. Müller.)

b *Galtonia candicans*. Kernplatte in Polansicht. Chromosomen durchweg in Paaren. Paarling 4a und 6a haben sich um 90° gedreht und zeigen ihre Längsspaltung. Vergr. 1500. (Nach Cl. Müller.)

in der Spindel bleiben. Im letzteren Falle ordnen sie sich erst dann zu einer Kernplatte an, wenn die Gemini bereits das Anaphasestadium erreicht haben. Die univalenten Chromosomen der Kernplatte teilen sich darauf durch eine normale Längsteilung und rücken verspätet in die Bildung der Tochterkerne ein.

Wir sehen aus diesen Vorgängen, daß die Affinität homologer Chromosomen teils mehr, teils weniger ausgeprägt sein kann. Während bei den triploiden Bastarden von *Datura stramonium* eine sehr starke Affinität vorliegt, kommt diese bei Bastarden von *Rosa*, deren Eltern ungleiche Chromosomenzahlen besitzen, viel weniger zum Ausdruck. Stellen wir uns nun vor, daß bei *Rosa* auch Affinität der Gemini nicht mehr zum Ausdruck käme, so hätten wir eine normale typische Teilung vor uns.

An die eine Längshälfte jedes Chromosoms setzen die von dem einen Pol kommenden, an die andere die vom entgegengesetzten ausgesandten Spindelfasern an. Mit diesem Zustand sind die vorbereitenden Vorgänge der Kernteilung, die man *Prophase* nennt, durchlaufen und die **Metaphase** ist erreicht.

Diese hält länger als die andern Stadien an; es ist, als ob eine bestimmte Zeit dazu erforderlich wäre, um die fortschreitende Bewegung innerhalb des Teilungsvorganges, welcher der Mutterkern bisher folgte, in jene rückschreitende zu verwandeln, die zur Bildung der beiden Tochterkerne führen soll. Diese Bewegungsrichtung wird mit der sich nunmehr einstellenden **Anaphase** eingeschlagen. Die Längshälften jeder Kernschleife trennen sich voneinander und bewegen sich in Richtung auf die Pole zu. Man hat den Eindruck, daß die Spindelfasern durch Zusammenziehen die Chromosomen nach den Polen befördern. Hierfür spricht der Umstand, daß die Stellen, an denen die Kernschleifen von den Spindelfasern erfaßt sind, polwärts voraneilen, was eine entsprechende Krümmung der Chromosomen zur Folge hat; daher hat man diese Spindelfasern auch als Zugfasern bezeichnet. Den Gegensatz zu ihnen bilden die Stützfasern, die von einem Pol zum anderen reichen und so gewissermaßen das Gerüst bilden, das die Teilungspole in ihrer Lage festhält. Vielfach lassen sich die Spindelenden bis an die Hautschicht des Protoplasten verfolgen, und man kann dann feststellen, daß sie an dieser befestigt sind.

Sind die Tochterkernschleifen an ihrem Bestimmungsorte angelangt, so beginnt die **Telophase** des Kernteilungsvorgangs, die in rückläufigen, zum Gerüstwerk des Ruhezustandes hinleitenden Veränderungen genau das wiederholt, was der Mutterkern an fortschreitenden Veränderungen durchgemacht hat. Die Chromosomen legen sich eng aneinander, rücken aber nach kurzer Zeit wieder etwas auseinander und zeigen sich dann durch zarte Brücken miteinander verbunden. Hierdurch kommen auch die zackigen Umrisse der Chromosomen zustande, während die helleren Flecke in ihnen auf eine Vakuolisierung zurückzuführen sind. Die Kernschleifen verschmelzen nicht mit ihren Enden, sondern treten jede für sich in die Veränderungen ein, durch welche sie in ein Wabenwerk verwandelt werden. Bald grenzt sich das umgebende Zytoplasma gegen sie durch eine Kernwandung ab. Nunmehr nehmen die jungen Tochterkerne an Größe zu, während sich ihre Chromosomen vakuolisieren, dadurch wabig werden und untereinander zu dem gemeinsamen Gerüstwerk des fertigen Kernes vereinigen. In den jungen Tochterkernen bilden sich entsprechend der Abnahme der Färbbarkeit der Kernschleifen auch neue Kernkörperchen aus, während die etwa vorhandenen „extranuklearen Nukleolen“ im Zytoplasma gleichzeitig verschwinden.

Diese Art der Kernteilung führt in fast allen Fällen zu einer Zellteilung. Während die Tochterchromosomen sich trennen, verbleiben die von Pol zu Pol reichenden Stützfasern der Kernspindel als Verbindungsfäden. Ihre Zahl wird durch Einschaltung neuer Verbindungsfäden vermehrt; sie stellen alsdann zusammen einen tonnenförmigen Körper, den Verbindungsfadenkomplex oder **Phragmoplasten** dar, der sich entweder von den Tochterkernanlagen ganz trennt, oder mit ihnen durch eine

peripherische Hülle, den Verbindungsschlauch, verbunden bleibt. Ersteres findet in Zellen statt, die mit Zytoplasma dicht erfüllt sind, letzteres in größeren mit Vakuolen versehenen Zellen. Jeder Verbindungsfaden schwillt darauf in der Äquatorialebene etwas an, wodurch die wie eine Körnchenreihe sich darstellende **Zellplatte** entsteht. Ist die Zelle sehr plasmareich oder besitzt sie nur geringe Breite, so erreicht der Komplex der Verbindungsfäden allseitig ihre Seitenwände. Aus der verschmelzenden Substanz der Elemente der Zellplatte geht alsdann eine zytoplasmatische Hautschicht hervor, die sich spaltet und in der Spaltungsfläche die Scheidewand aus Zellhautstoff ausscheidet, die annähernd gleichzeitig die Mutterzelle in zwei Tochterzellen teilt. Ist die Zelle mit einem größeren Saftraum versehen, so vermag der Komplex der Verbindungsfäden sie nicht mit einem Male zu durchsetzen, er bildet die Scheidewand vielmehr nacheinander aus, indem die Scheidewand zunächst innerhalb der zentralen Spindel angelegt wird und dann peripher durch Neuanlage von Spindelfasern fortgeführt wird, bis die ganze Zelle von der Zellwand durchsetzt ist.

O v e r t o n (1909) untersuchte im besonderen das Verhalten des Kerns bei der typischen Teilung, und zwar in dem „Ruhe"-Stadium zwischen Telephase bzw. Übergang in das „Ruhe"-Stadium und die Rückbildung der Chromosomen für die neue Teilung. Er findet, daß die Chromosomen sich vakuolisieren, während sie von der Äquatorialplatte nach den Polen wandern. Jedes Chromosom bildet anscheinend ein Netzwerk, und infolgedessen beruht die netzartige Struktur des ruhenden Kerns aus einer Anzahl einzelner Chromosomennetze. Anastomosen, wie sie vor allem von G r é g o i r e beschrieben werden, fand O v e r t o n nicht. Nach seiner Ansicht behalten die Chromosomen nicht nur ihre Individualität im Ruhezustande, sondern bleiben auch von selbständigen Körnchen zusammengesetzt.

Von manchen Autoren wird angenommen, daß bereits in der Telophase eine Längsspaltung der Chromosomen vorgenommen wird. Ist dies aber wirklich der Fall, so müssen nach K u w a d a (1921) die beiden Hälften ihre Individualität während des folgenden Ruhestadiums behalten und beim Beginn der nächsten Prophase wieder erscheinen. Doch kommt K u w a d a zu dem Ergebnis, daß die sogenannten Längshälften der Chromosomen, die in der Telophase durch eine Längsspaltung entstehen, sich weiterhin nicht zu zwei neuen Chromosomen entwickeln, sondern zusammen eine einzige Spirale oder ein gewundenes Band bilden, das einem einzigen Chromosom entspricht. Es handelt sich also nicht um unabhängige Tochterchromosomen, und es findet in der Telophase keine wirkliche Längsteilung statt. Die beiden Teile sind die Hälften eines Chromosoms, die sich nach zeitweiliger Trennung wieder vereinigen.

Kennzeichnend für die normale, typische Kernteilung ist also, daß durch Längsspaltung der einzelnen Kernschleifen jede Tochterzelle gleichviele und gleichgroße Kernschleifen zugeteilt bekommt wie die Mutterzelle. Ferner ist meistens mit der Kernteilung auch eine Zellteilung verbunden.

Eine Ausnahme von der gleichzeitigen Zellteilung machen die Kernteilungen, bei denen es erst später durch Neuanlage von Phragmoplasten zu einer „simultanen" Zellteilung kommt, wie z. B. in den Prothallien der Gymnospermen, den meisten Endospermen der Angiospermen, den meisten Pollenkörnern der Dikotyledonen, den Teilungen im Embryosack der Angiospermen, den ersten Eiteilungen bei den Gymnospermen usw.

Ferner bilden eine Ausnahme die Zellen, die normalerweise mehrkernig bleiben. Hierher gehören Milchröhren, Bastfasern, mehrkernige Drüsenzellen usw.

In allen diesen Fällen werden die Spindelfasern normal ausgebildet, fallen aber dann einer mehr oder weniger vollkommenen Auflösung anheim.

Eine Degeneration der Spindelfasern und demzufolge die Bildung mehrkerniger Zellen läßt sich leicht experimentell erzielen.

Einen völlig abweichenden Standpunkt betreffs des Mitoseverlaufs vertritt Dehorne (1911). Er ist der Ansicht, daß sich nicht die beiden Längshälften eines jeden Chromosoms voneinander trennen, um zu den entgegengesetzten Spindelpolen zu wandern, sondern die ganzen ungespaltenen Chromosomen sollen sich schon vor der Metaphase in zwei Teile gruppieren und dann einfach die einen nach oben, die anderen nach unten gebracht werden. Erst während der Anaphase soll sich die Längsspaltung deutlicher markieren, wenn sie auch bereits von den Telophasen der letzten Teilung her angelegt sei. Als Diploidzahl ist nach Dehorne nur die Hälfte der gewöhnlich angenommenen anzusehen, so für *Lilium* 12, für *Allium* 8 an Stelle von 24 bzw. 16.

Diesen Ausführungen tritt Grégoire entgegen und weist überzeugend in allen Einzelheiten nach, daß die Angaben Dehornes irrtümlich sind. Dieser Irrtum dürfte dadurch möglich geworden sein, daß sich Dehorne an Objekte gehalten hat, welche besonders lange Chromosomen besitzen. In solchen Fällen wird die typische Äquatorialplatte etwas durch die langen Schenkel der Chromosomen verdeckt, welche in der Längsachse der Spindel gelagert sind; in jedem Falle aber — und das hat Dehorne ganz übersehen — ist immer noch ein kürzerer Schenkel vorhanden, der sich genau in die Äquatorialebene einstellt. Gerade an diesem ist mit aller wünschenswerten Genauigkeit zu beobachten, daß eine tatsächliche Längsspaltung vorhanden ist und dabei die freien Enden ein wenig umgebogen sind. Immer aber ist dabei das eine Ende nach dem einen, das andere nach dem anderen Pole gerichtet. Während der Anaphase konnte Grégoire nun überaus deutlich die allmähliche weitere Trennung der beiden Längshälften eines jeden Chromosoms verfolgen und ein jedes genau mit einem der Äquatorialplatte identifizieren. Als Untersuchungsmaterial dienten *Galtonia candicans*, *Trillium grandiflorum* und das auch von Dehorne studierte *Allium Cepa*. Je kürzer die Chromosomen waren, desto unmöglicher wurde Dehornes Ansicht, denn dann fehlten oder waren nur relativ kurz ausgebildet die in der Längsrichtung der Spindel gelagerten Schenkel, auf die Dehorne allein Bezug nimmt.

Des weiteren weist Grégoire nach, daß die Anschauungen Dehornes auch mit unseren sonstigen Erfahrungen im Widerspruch stehen, z. B. kennen wir viele Diploidzahlen, die das Doppelte einer ungeraden Zahl sind (6, 14, 18), dann würde die Dehornesche Diploidzahl eine ungerade Zahl sein und die Haploidzahl einen Bruchteil von Chromosomen besitzen.

Für das Verhalten der Nukleolen in der Prophase möchte Nihous (1924) verschiedene Typen aufstellen, eine Ansicht, der ich mich jedoch keineswegs anschließen kann. So soll der Nukleolus bei der „normalen" Prophase sich verkleinern, bis er Tropfenform erreicht, bei der „anormalen" behält er Form und Größe bis zur Kernplatte.

Die Chromosomen.

Die Struktur der Chromosomen.

Über den Aufbau bzw. die Differenzierung der Chromosomen aus dem Gerüst des Ruhekerns herrschen zurzeit eigentlich nur zwei verschiedene Ansichten, von denen wir die eine die Chromatinkörnerhypothese, die andere die Vakuolisierungshypothese nennen wollen. Ferner wäre als dritte Hypothese noch die von der spiraligen Struktur der Chromosomen zu erwähnen, die jedoch von den meisten Forschern abgelehnt ist und daher nur noch nebensächliche Bedeutung hat.

Die Hypothese, daß die Chromosomen aus aneinandergereihten Chromatinkörnchen beständen, wird durch Strasburger und seine Schüler im wesentlichen vertreten. Auch die Darstellung der typischen Kernteilung, die ich im vorhergehenden gegeben habe, fußt auf dieser An-

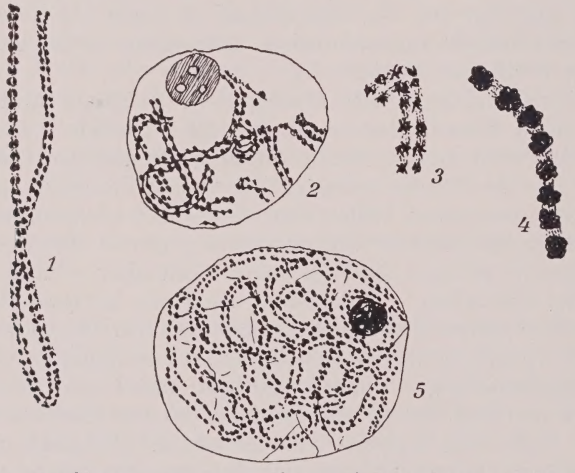


Abb. 8. Chromosomen aus Chromatinkörnchen entstehend.
1 *Lilium Martagon.* Längsspaltung des Chromosoms bei der Teilung des generativen Kerns. Vergr. 2500. (Nach Nawaschin 1910.) 2 *Helleborus foetidus.* Aneinanderlegen der homologen Chromosomen in den Synapsis. 3 und 4 wie 2, aber stärker vergrößert. (Nach Mottier 1897.) 5 *Lilium speciosum.* Aneinanderlegen der homologen Chromosomen in der Synapsis. (Nach Grégoire 1899.)

schauung und zwar im besonderen auf den Untersuchungen von Müller (1912). Ganz besonders wird die Annahme von in den Chromosomen hintereinander gelagerten Erbfaktoren, die durch die einzelnen „Chromatinscheiben" in die Erscheinung treten, durch die später zu besprechenden Wilson schen Vererbungsexperimente gestützt. Diese Chromatinscheibchen sind mit besonderer Deutlichkeit in den Prophasen der Reduktionsteilung sichtbar und wurden vor allem ferner bei der Teilung des generativen Kerns im Pollenschlauch der Liliaceen beschrieben, so daß ihre schwierigere Erkennung bei den somatischen Mitosen nur anzeigt, daß die somatischen Mitosen hier nicht das letzte Urteil zu sprechen in der Lage sind. Denn wenn die Zusammensetzung der Chromosomen aus Chromatinzentren in bestimmten Mitosen deutlich sichtbar ist, so ist dieser positive Beweis viel schwerwiegender als die Ablehnung dieser Vorstellung, weil die Bilder in

den somatischen Mitosen nicht mit der gleichen Deutlichkeit erkennbar sind. Ich bringe unter den Abbildungen daher auch eine Figur von Grégoire, die das Aneinanderlegen der homologen Chromosomen in der Synapsis darstellt, woraus hervorgeht, daß auch Grégoire, der der hervorragendste Vertreter der Vakuolisierungshypothese ist, die Chromatinscheiben in den Prophasen der Reduktionsteilung deutlich gesehen hat.

Ganz besonders schildert auch Cardiff (1906) in den präsynaptischen Stadien die Kopulation der homologen Chromomeren.

Aber auch an somatischen Mitosen sind die Chromatinscheibchen gut erkennbar, wie sich einesteils aus der Schilderung der somatischen Mitose von Müller (1912) ergibt und andererseits aus den Angaben von Strasburger (1907):

„Ich beabsichtige nicht, die schwierige Frage hier wieder aufzurollen, ob distinkte Elemente, die durch ihre Zusammenfügung die Grundlage zu jenen „Chromatinscheiben" abgeben könnten, die man auf späteren Teilungsstadien in den Chromosomen unterschieden hat, im Gerüstwerke des ruhenden Kerns bereits nachweisbar sind, vielmehr will ich nur erörtern, ob solche gesonderte Scheiben auf bestimmten Entwicklungsstadien in den Chromosomen überhaupt bestehen. Nach Grégoire soll das nicht der Fall sein, die von Pfitzner zuerst, und zwar schon 1880, für die Chromosomen der Epidermiszellen der Salamanderlarve gemachte und durch Abbildungen gestützte Angabe somit nicht zutreffen. Grégoire hatte die Güte, mir Präparate von seinen *Trillium*- und *Allium*-Wurzeln zu zeigen, welche seinen Abbildungen durchaus entsprachen. Traf ein solches Verhalten für alle Fälle zu, so müßte auch die neue Abbildung für Zell- und Kernteilung, die ich kürzlich für unser Lehrbuch der Botanik entworfen hatte, eine Korrektur erfahren. Das stellte sich aber als nicht notwendig heraus. Die Bilder in der Erbsenwurzel deckten sich mit meiner für das Lehrbuch schematisierten Darstellung. Das kann man meinen Abb. 37, 38 a und b, 39 a und b und 40, Tafel VII entnehmen, für deren Richtigkeit ich einstehe. Die färbbare Substanz, in den sich zur Längsteilung vorbereitenden Chromosomen, sammelt sich in Abständen zu Scheiben an, in welchen ich die Anwesenheit jener Erbeinheiten vermute, die von der färbbaren Substanz ernährt werden sollen, um sich hierauf zu teilen. Die in Abb. 37 abgebildeten Chromosomenstücke gehören einem Kern an, den das Messer beim Schneiden öffnete. Dabei riß es die Chromosomen zum Teil auseinander und zog einige bis über die Kerngrenze hinaus.

In Abb. 38 a habe ich mehrere Chromosomen bzw. Chromosomenstücke aus einem anderen Kern zur Darstellung gebracht, in welchen stellenweise eine Verschiebung der stärker färbbaren Massen bei der Fixierung stattgefunden hatte. Eine besonders auffällige Stelle an diesem Bild zeichnete ich in Abb. 38 b, bei stärkstmöglicher Vergrößerung, aus freier Hand ab. An dem so dargestellten Chromosom erscheinen einzelne Abschnitte etwas angeschwollen und die färbbare Substanz aus ihnen verdrängt. Dafür kann sie sich nebenan zu größeren zusammenhängenden, sich dunkler färbenden Massen ansammeln. Ich schließe nun nicht etwa daraus, daß das Linin des Chromosoms einen hohlen Schlauch bilde, der von geformten Pangenen und einer zähflüssigen Nährsubstanz stellenweise angefüllt ist, vielmehr stelle ich mir das Chromosom als Lininstrang vor, in welchem sich die Einschlüsse so verschieben können, wie die Mikrosomen in einem Hyaloplasmastrang des Zytoplasma. Ja, die Übereinstimmung mit dem Zytoplasma mag

noch weiter gehen und auch ein solcher Lininstrang dichter an seiner Oberfläche sein als in seinem Innern. Es kann ein Chromosom soviel färbbare Substanz führen, daß diese alle besonderen Verteilungen seiner Einschlüsse unkenntlich macht, dann wird sich ein solches Chromosom bei der Längsteilung wie ein scheinbar homogenes Band spalten. Das ist aber sicherlich auch in der vegetativen Sphäre nicht immer der Fall. Bei der deutlichen Sonderung der Einschlüsse in Scheiben, die mein Objekt an günstigen Stellen zeigte, war auch die Teilung der sich elliptisch streckenden und hantelförmig einschnürenden dunkler tingierten Abschnitte des Chromosoms sicher zu verfolgen. Das zeigt beispielsweise die Abb. 39 a, Tafel VII, die ich bei 1600facher Vergrößerung mit der Kamera möglichst genau wiedergab, worauf ich das Bild noch stärker vergrößerte und ein Chromosom aus freier Hand in Abb. 39 b wiedergab. Schließlich führt uns noch die Abb. 40, Tafel VII einige Chromosomen aus einer annähernd fertiggestellten Kernplatte vor, deren Chromatinscheiben ihre Teilung im wesentlichen schon vollendet hatten."

Und in seiner „Ontogenie der Zelle" erklärt Strasburger (1907): „Daß der Nachweis distinkter Körnchen im Gerüstwerk eines völlig ruhenden Kerns, der eine ganz gleichmäßige Ausgestaltung zeigt, auf Schwierigkeiten stößt, ist zuzugeben. Doch zeitigten auch meine letzten Untersuchungen in mir die Überzeugung, die von meinen Mitarbeitern geteilt wurde, daß an der Unterscheidung von Linin und Chromatin im ruhenden Kerngerüst festzuhalten sei. Wenn die Substanz der Nukleolen sich aus dem Gerüstwerk vollständig zurückgezogen und zu Nukleolen gesammelt hat, werden die Färbungsunterschiede von Linin und Chromatin in der Tat sehr vermindert. Da erkennt man, daß auch aus diesem Grunde die Bezeichnungen „Chromatin", „Chromosomen" für die maßgebenden Einheiten im Kern wenig glücklich waren, da diese Einheiten ihre Tingierbarkeit vor allem der Nukleolarsubstanz verdanken. Andererseits lehren die Differenzierungsvorgänge in jeder Prophase, daß das Kerngerüst wirklich geformte Gebilde führt, die sich sammeln, zu größeren Körperchen vereinigen und schließlich die Chromatinscheiben bilden, die innerhalb der Chromosomen aufeinander folgen.

Daß wir uns theoretisch ohne das Vorhandensein konkreter Körperchen im Kerngerüst schwer behelfen könnten, fällt sicherlich auch ins Gewicht".

Gegenüber dieser Auffassung Strasburgers sei die Ansicht Grégoires und seiner Schüler angeführt, wobei gleich zu erwähnen ist, daß Strasburger in verschiedenen Punkten Grégoire gefolgt ist. Jedenfalls haben die Forschungen Grégoires die Untersuchungen über die typische Kernteilung in ein neues Fahrwasser gelenkt und außerordentlich anregend auf ein vertieftes Studium der vegetativen Teilung gewirkt. Die Tochterchromosomen legen sich, an die Pole angelangt, dicht aneinander um dieselben, und im Innern zwischen ihnen erscheint dann der hyaline Kernsaft. Hierauf weichen die Chromosomen ein wenig voneinander, aber an manchen Stellen bleiben sie durch feine Fäserchen verbunden, die wohl an jenen Stellen entstehen, wo die Chromosomen aneinander kleben bleiben. Unterdessen erscheinen in den Chromosomen Vakuolen, die endlich eine völlige Vakuolisation der Chromosomen herbeiführen. In umgekehrter Ordnung verlaufen diese Vorgänge während der Prophase. Es verschwinden zwischen einzelnen bandförmigen Teilen des Kernretikulums die Anastomosen, wodurch eine Anzahl von dicken, allerdings alveolisierten Schleifen

entsteht. Sie konzentrieren durch Kleinerwerden der Vakuolen und überhaupt der kernsafthaltigen Räume ihre chromatische Substanz, bis homogene Chromosomen aus ihnen entstehen. Diese Schilderung gilt zunächst für *Trillium*, es konnten jedoch bald ähnliche Vorgänge für andere Objekte (*Allium cepa*, *porrum*, *Paris quadrifolia*, *Solanum tuberosum*, *Phaseolus vulgaris*) festgestellt werden. Besonders konnte Grégoire nicht die Angaben von Merriman (1904) über die Längsspaltung der Tochterchromosomen während ihrer Bewegung an die Pole der Teilungsfiguren bestätigen. Spezielle Chromatinkörner im ruhenden Kern oder Chromatinscheiben in den Chromosomen kann Grégoire nicht anerkennen.

Ferner sind anzuführen die Untersuchungen von Martins Mano (1904) über Pflanzen mit relativ kleinen und kurzen Chromosomen (*Solanum tuberosum* und *Phaseolus vulgaris*). Auch bei solchen Pflanzen treten die Tochterchromosomen an den Polen zu einem dichten Haufen zusammen, weichen dann voneinander, bleiben jedoch durch relativ dicke Fasern ver-

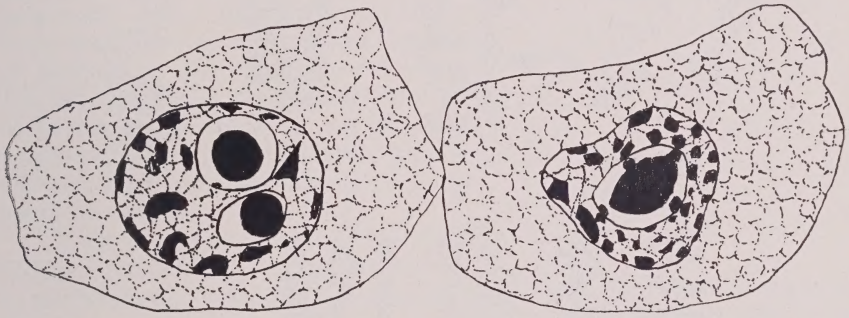


Abb. 9. *Solanum tuberosum*. Ältere ruhende Kerne aus der Wurzelspitze. (Nach Martins Mano 1904.)

bunden. Die Chromosomen selbst erfahren nur eine unbedeutende oder keine Vakuolisation, ein Teil ihrer Substanz wird zur Bildung der Anastomosen benutzt, der übrige bleibt als ziemlich großer Chromatinklumpen fast unverändert bestehen. Dieselben treten in nicht meristematischen Zellen noch distinkter hervor, wahrscheinlich weil sich ihre Substanz konzentriert und die Anastomosen dünner werden. Bei der Differenzierung der neuen Chromosomen während der Prophase verschwinden allmählich die Anastomosen und die dickeren Partien, welche Reste der Chromosomen vorstellen, bilden sich auf diese Weise zu selbständigen Chromosomen.

Aus diesen Beobachtungen schließt Grégoire und seine Schüler, daß die Chromosomen auch im ruhenden Kern als selbständige Individuen persistieren. Sie erfahren zwar eine Strukturveränderung, sie hängen durch Anastomosen, welche durch ein Verklebenbleiben bestimmter Partien entstehen, zusammen, aber sie bewahren ihre Selbständigkeit. Das Kernretikulum stellt eine Vereinigung von alveolisierten und retikulisierten, nebeneinander liegenden Chromosomen vor.

Gleichfalls auf dem Boden der Grégoire schen Anschauungen steht Němec (1910). Bereitet sich der Kern zur Teilung vor, so können auf verschiedenem Wege die Chromosomen entstehen. Erstens können zwischen einzelnen bandförmigen Teilen die Anastomosen verschwinden (Abb. 10 a), so daß im Kernraum mehrere stark retikuläre, recht

breite Partien entstehen, in denen zuweilen deutlich zu sehen ist, daß sie vakuolig sind, und zwar besonders dann, wenn die die Vakuolen trennenden und nach außen begrenzenden Lamellen recht massig und dick sind. Diese vakuoligen Bänder sind dick und kurz, und wenn ihre Vakuolen immer kleiner werden, so konzentriert sich die Gerüstsubstanz auf kurze, hier und da recht kleine Vakuolen enthaltende Chromosomen (Abb. 10 b), deren Oberfläche jedoch zackig ist, so daß häufig breite mit schmäleren Partien abwechseln. Diese kleinen Vakuolen können bis zur Längsspaltung erhalten bleiben.

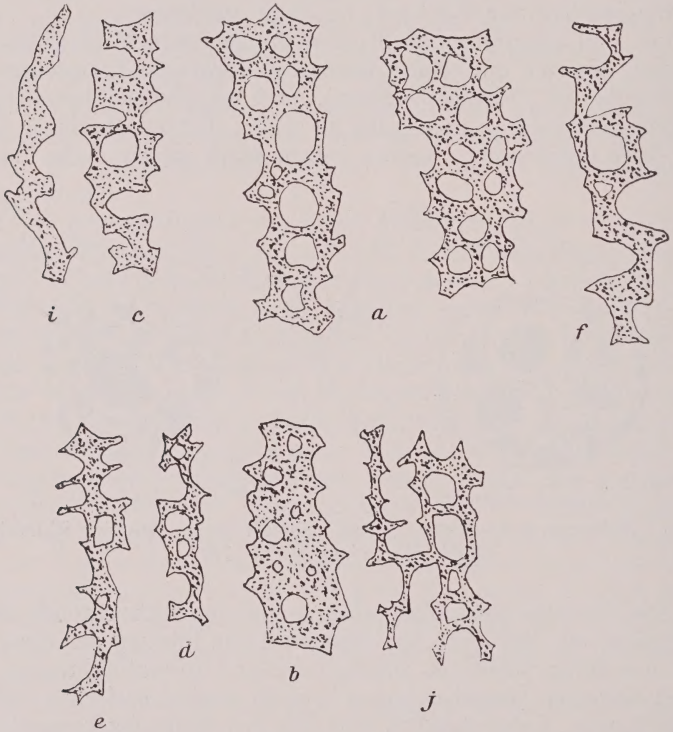


Abb. 10. *Allium cepa.* Verschiedene Arten der Entwicklung von Chromosomen in der Wurzelspitze. (Nach Němec 1910.)

Wenn sich jedoch im Kern durch Verschwinden der Anastomosen schmälere Bänder differenzieren, in denen es meist nur eine axiale Reihe von Vakuolen gibt, so resultieren dünnere Chromosomenschleifen, für die man im weiteren Laufe der Entwicklung ein Verschwinden der meisten äußeren Vakuolenwände annehmen muß. Es betrifft dies die dünnsten Wände, wogegen jene Partien, welche massiger sind, erhalten bleiben. Ja es könnte sein, daß sie immer massiger werden, da sich die Substanz der verschwundenen Lamellen auf sie konzentriert (Abb. 10 c). Man bekommt so am optischen Längsschnitt einen unregelmäßig begrenzten, meist zickzackverlaufenden Faden, der hier und da noch eine völlig geschlossene Vakuole enthält (Abb. 10 d, e, f). Die Vakuolen werden immer spärlicher, und es entsteht schließlich ein ziemlich dünner, vakuolenfreier Chromatinfaden, der hier und da noch Seitenzähnchen trägt (Abb. 10 i).

Andere Kerne, welche ein weitmaschiges Kerngerüst enthielten, weisen eine dritte abweichende Art der Chromosomenbildung auf. Auf die Partien einzelner Lamellen konzentriert sich die Chromatinsubstanz, dieselben werden daher dicker (Abb. 10 j), die zwischen ihnen ausgespannten Anastomosen verschwinden, und es entstehen so recht dünne Fäserchen, die von Anfang an keine Vakuolen enthalten, da sie ja aus der die Vakuolen trennenden Substanz entstanden sind. Die knotenförmigen Anhäufungen der Gerüstsubstanz sind noch eine Zeitlang an diesen dünnen Fasern gut zu sehen.

Nach Malte (1908) sind Chromatin und Linin nur Modifikationen einer einheitlichen Substanz. Die Struktur des Kerns ist bei der untersuchten *Mercurialis annua* typisch retikulär, jedoch fehlt in völlig ruhenden Kernen das Kernnetz, und die Kernsubstanz besteht nur aus isolierten rundlichen Prochromosomen. In den Prophasen der Kernteilung wird nie ein Spirem gebildet. Oft ist in diesem Stadium ein paarweises Zusammentreten der Chromosomen zu beobachten. In der Kernplatte kann dies so ausgeprägt werden, daß die Chromosomen, wenn die Längsspaltung in ihnen sichtbar ist, beinahe als Vierergruppen erscheinen. Die Rekonstruktion der Tochterkerne soll nicht durch Vakuolisierung der Chromosomen erfolgen, sondern dadurch, daß die Chromosomen pseudopodienartige Fortsätze aussenden.

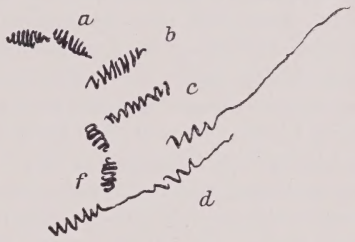


Abb. 11. *Tradescantia virginica.* Aus der Pollenmutterzelle durch Herausdrücken isolierte Chromosomen. Diese sollen aus Spiralfasern bestehen. Vergr. 620. (Nach Baranetzky 1880.)

Auch Lenoir (1922, 1923, 1924, 1925) tritt für einen engen Zusammenhang zwischen „Nukleolin" und „Chromatin" ein.

Eine ganz neue Auffassung bringt Sands (1923). Nach ihm bildet das Linin einen Zylinder, in welchem die Chromomeren des Chromatins eingebettet sind. Die Chromomeren sollen ihrerseits wieder aus kleineren, vielfach in der Vierzahl erkennbaren Teilen zusammengesetzt sein. Die Anordnung ist entweder regelmäßig in 2—4 Reihen oder unregelmäßig.

Eine andere Auffassung, nämlich von der spiraligen Struktur der Chromosomen vertritt Baranetzky bereits 1880. „Genauere Untersuchung der so differenzierten (aus der Zelle befreiten) Kernfäden zeigt zunächst, daß ihre Konturlinien nicht mehr glatt, sondern wellenförmig oder wie unterbrochen erscheinen. Das kommt daher, daß jeder dunkle Streifen nach außen einen leistenförmigen Vorsprung mit abgerundeter scharfer Konturlinie bildet, während die einspringende Umrißlinie der weichen Zwischensubstanz sehr zart, manchmal kaum zu erkennen ist. Die weiche wie die dichte Kernfadensubstanz — besonders die letztere — scheint jetzt ganz homogen zu sein. Die Enden der dichten Streifen — und zwar deutlicher bei sehr weicher Zwischensubstanz — werden oft als besonders dichte Knötchen unterschieden. — Ohne weitere Präparation müßten die sichtbaren Streifen als dünne Scheibchen von verschieden dichter Substanz aufgefaßt werden. Es ist mir aber gelungen, zu entscheiden, daß die körperliche Gestaltung der dichteren Partien eine ganz andere ist. Werden die herausgedrückten, scharf differenzierten Kernfäden durch leise Bewegungen

des Deckglases gezerrt, so erhält man in günstigen Fällen Präparate, welche die Gestalt der dichteren Partien in überraschender Weise klarlegen. Die weiche Substanz der Kernfäden wird dabei leicht zerrissen und zerstört, die dichte Substanz bleibt aber erhalten, und zwar stellt sie jetzt eine kontinuierliche, glatte, homogene, in Art einer Drahtfeder spiralig gewundene Faser dar. Die Spirale kann in verschiedenem Grade ausgezogen erscheinen. Bei langgezogenen Spiralen sind alle Umläufe der Spiralfaser genau zu verfolgen; andererseits findet man Kernfadenstücke, wo der noch unverletzte Teil in eine ausgezogene Spirale übergeht, wobei jeder Zweifel über den Ursprung der Spirale aufgehoben werden muß. Die losgewickelte Spiralfaser besitzt ganz dieselbe Dicke wie die ursprünglich sichtbaren dichten Querstreifen und scheint dabei nicht eine Lamelle, sondern eben einen runden Faden darzustellen."

Es war nötig, auf diese Angaben, die auf Untersuchungen an Pollenkörnern, besonders von *Tradescantia virginica*, und zwar an lebendem Material, basieren, so genau einzugehen, weil später von Bonnevie (1908) eine ähnliche Struktur für die Chromosomen angegeben wird. Hiernach tritt auf den Querschnitten durch die Chromosomen eine innere Differenzierung der Chromosomen zum Vorschein, indem ein dunkler Raum den hellen Innenraum des Querschnittes kontinuierlich umgibt. Gleichzeitig mit dieser Differenzierung tritt auch im Zentrum jedes Querschnittes eine Chromosomenachse zum Vorschein, die bei der Chromosomenteilung in zwei Tochterachsen zerlegt wird, wobei sich der ovale Chromosomenquerschnitt biskuitförmig einschnürt, und zwar so, daß beide Tochterachsen in je ein Tochterchromosom zu liegen kommen. Die innere Struktur des Mutterchromosoms geht dabei direkt auf die beiden Tochterchromosomen über; in der frühen Anaphase läßt sich daher auf dem zirkelförmigen Querschnitt der letzteren eine dunkle Oberflächenschicht von einem helleren Innenraum, in dessen Mitte die Chromosomenachse noch sichtbar ist, unterscheiden! Die Chromosomenachse wird mit dem Zentriol des Zentrosoms verglichen, so daß sie als ein Teilungsorgan oder besser als Ausdruck eines Teilungsmechanismus zu betrachten wäre. Es ist jedoch kein persistierendes Organ, vielleicht entsteht es während der Prophase durch eine Verdichtung der inneren Substanz.

Das Kernnetz soll auf Grundlage dünner, spiralig gewundener Fädchen aufgebaut werden, die in den alten Chromosomen endogen entstanden sind. Diese Fädchen entwickeln sich in der Prophase direkt wieder zu den Chromosomen der folgenden Mitose. An die Pole der Teilungsfigur angelangt, legen sich die Tochterchromosomen dicht aneinander, entfernen sich dann wieder, wobei zwischen den Chromosomen Anastomosen auftreten, und zwar vornehmlich zwischen den Windungen der Chromatinspiralen. Es hat sich nämlich unterdessen das Chromatin mehr und mehr an der Chromosomenperipherie konzentriert, die innere Substanz wird immer schwächer tingierbar, und die chromatische Substanz, die ursprünglich gleichmäßig an der Oberfläche des Chromosoms verteilt war, wird auf eine erhabene Spiralleiste zurückgezogen, die von einem Ende des Chromosoms zum anderen kontinuierlich zu verlaufen scheint.

Die erste Einleitung zur Chromosomenbildung der Prophase ist nach Bonnevie in einem Verschwinden der zwischen den Windungen der Chromatinspiralen gebildeten Anastomosen zu erblicken, indem ihre chromatische Substanz in die Spiralfäden zurückgezogen wird. Die ursprüng-

lich dünnen, stark gewundenen Chromatinfäden nehmen dann an Dicke zu, geben ihre spiralige Drehung zum größten Teile auf, was vermutlich in einer Imbibition der Chromatinfäden mit Kernsaft ihren Grund hat.

Lundegårdh (1910) nennt die Substanz des Kernes, die in der Ruhe in dem Kernsaft suspendiert ist und die sich morphologisch zu den Chromosomen entwickelt, Gerüstsubstanz oder **Karyotin.** In der Telophase sah er nie „Verbindungsfäden", letztere sollen Artefakte sein, wie auch die von Schaffner, Němec und Merriman beobachteten Faserstrukturen. Auf einen direkten Übergang von einem Kern im Stadium der Telophase mit noch deutlich unterscheidbaren Chromosomen in das Stadium der Prophase kann man nicht schließen. In der Telophase bemerkt man oft eine Zweiteilung der in kerntangentialer Richtung abgeplatteten Chromosomen: Man sieht Doppelfäden, die freilich in langsam wachsenden Zellen allmählich verschwinden, in den Intermediärstadien der Teilungsregion aber zum Teil erhalten bleiben und dann in der Prophase Anlagen zu neuen Chromosomen werden. Die Karyosomen — die im typischen Ruhekerne von dem übrigen Kerngerüst sich abhebenden Karyotinklumpen — scheinen einfach durch Zusammenfließen einer gewissen Menge der zerteilten Chromosomen zu entstehen, und ihre häufig beobachtete Längsrichtung und Spaltung hängt wohl mit der Spaltung der Telophasechromosomen zusammen. Nicht festzustellen ist, ob ein Chromosom zur Entwicklung von einem oder mehreren Karyosomen führt, ob nur ein Karyosom in der Bildung eines Chromosoms aufgeht. Die Zahl der Karyosomen ist fast stets größer als die Chromosomenzahl. Daß aber diese Zahl innerhalb gewisser Grenzen schwankt und häufig 12 beträgt, muß bedeuten, daß die Karyosomen in Beziehung zu den Chromosomen stehen. Die „Karyosomen" haben Berührungspunkte mit den bei anderen Pflanzen beschriebenen Chromatinklumpen, Pseudonukleolen und Prochromosomen. Die Längsspaltung in den Anaphasen und Telophasen ist ebenso deutlich wie die Spiremspaltung.

Nach Lundegårdh (1912) verhalten sich Kerngrundflüssigkeit, Karyotin und Nukleolarsubstanz wie einheitliche Körper; andere morphologisch wichtige Substanzen gibt es im Kern nicht. Karyotin allein tritt in individuellen Konfigurationen auf. Die oft recht großen Verschiedenheiten in der Morphologie des Kernes haben gar keine Bedeutung für den Verlauf der Kernteilung. Der Unterschied zwischen Karyosomen und Nukleolen besteht darin, daß die letzteren fast immer rund oder biskuitförmig sind und ein recht starkes Brechungsvermögen besitzen, während die Karyosomen dasselbe Brechungsvermögen wie das Kerngerüst haben und in der Regel unregelmäßig sind.

Die Abstammung der Spindelsubstanz scheint nicht einheitlich zu sein. Die Spindelfasern haben mit der aktiven Beförderung der Chromosomen nach den Polen nichts zu tun. Bei der Teilung des Kerns soll es sich nicht um eine bestimmte Gruppierung von Pangenen handeln.

Eine fernere wichtige Arbeit aus dem Grégoire schen Laboratorium über die somatischen Chromosomen wurde von Sharp (1913) veröffentlicht. Vor allem wird gezeigt, daß die Annahme der echten telophasischen Längsspaltung der Chromosomen und ihre Identität mit der altbekannten prophasischen (Lundegårdh, Fraser und Snell) irrig ist. Es handelt sich bei den Telophasen vielmehr um Alveolisierungen, die zuweilen auch zentral in den Chromosomen beginnen und dann eine scheinbare

Spaltung vortäuschen können, aber weit öfter sich zunächst peripher dokumentieren und dann z. B. jene Spiralstrukturen entstehen lassen, wie sie Bonnevie für die „Erneuerung der Chromosomen" beschrieb.

Eine wirkliche Trennung der durch die Alveolisierung scheinbar aufgelösten homogenen Chromosomen erfolgt auch nicht während der Kernruhe. Immer ist hier ein ununterbrochenes schaumiges Netzwerk vorhanden, selbst wenn dessen feinste Verbindungen oft nur schwer zu sehen sind. Die Chromosomen bleiben als dunkle Bänder noch erkennbar, entschwinden somit nie völlig durch Alveolisierung unseren Blicken. Zu Beginn der neuen Kernteilung markieren sich die ursprünglichen Chromosomengrenzen wieder genauer, ihre Substanz verdichtet sich und die Gesamterscheinungen, die wir bei der Telophase kennen lernten, spielen sich jetzt in umgekehrter Reihenfolge ab. Neu ist nur eine streng axiale Vakuolisierung des schon homogen gewordenen Chromosoms; diese führt durch völlige Zerreißung der feinen Alveolarwände zu der echten und einzigen Längsspaltung.

Endlich bekämpft Sharp noch die Chromomerentheorie, die unter dem Einfluß mendelistischer Forschung sich ausgebildet hat. Ferner tritt er dem Standpunkt Lundegårdhs betreffs Auffassung der Spindelsubstanz bei und stellt die besonders scharf abgegrenzten „gut" (d. h. seiner Ansicht nach in Wirklichkeit schlecht) fixierten Spindeln als Kunstprodukte hin.

Einen weiteren Beitrag zu der Frage, ob die scheinbare Längsteilung der Chromosomen in der Telophase eine wirkliche Spaltung sei, liefert Kuwada (1921). Wäre dies wirklich der Fall, so müßten die beiden Hälften ihre Individualität während des folgenden Ruhestadiums bewahren und beim Beginn der nächsten Prophase wieder erscheinen. Auf Grund von Untersuchungen an der Wurzelspitze von *Vicia Faba* kommt Kuwada jedoch zu dem Ergebnis, daß die sogenannten Längshälften der Chromosomen, die in der Telophase durch Längsspaltung entstehen, sich weiterhin nicht zu zwei neuen Chromosomen entwickeln, sondern zusammen eine einzige Spirale oder ein gewundenes Band bilden, das einem einzigen Chromosom entspricht. Es handelt sich also nicht um unabhängige Tochterchromosomen, und es findet in der Telophase keine wirkliche Längsteilung statt. Die beiden Teile sind die Hälften eines Chromosoms, die sich nach zeitweiliger Trennung wieder vereinigen. Die Längsteilung der Chromosomen steht daher mit der Auffassung Farmers von der Parasynapsis nicht in Widerspruch.

Eine weitere Ansicht über die Konstitution der Chromosomen bringt Martens (1923). Er gibt zwei verschiedene Bestandteile an, den einen chromonematischen und ferner eine achromatische Substanz, die der erstere Bestandteil umgibt und während der Metaphase und Anaphase mit Nukleolarsubstanz imprägniert ist. Das Auftreten der Vakuolisierung soll diesen achromatischen Fäden, die sich in der Prophase verlängern und dünn werden, aber sich in diesem Stadium nicht spalten, zukommen. Anstatt dessen werden sie kürzer und dicker, in der späten Prophase werden sie dünner und trennen sich und lassen zahlreiche Chromatinkörnchen in zwei Reihen bandartig erkennen.

Chambers und Sands (1923) präparierten mit dem Mikromanipulator die Kerne der Pollenmutterzellen von *Tradescantia virginica* L. Die Spindelzone besteht aus einer hyalinen, gelatinösen Masse, von geringerer Konsistenz als das umgebende Plasma; sie ist von diesem deutlich ge-

schieden. Im lebenden und frischen Zustand zeigt die Spindelzone kein Anzeichen von Spindelfasern. Die Chromosomen sind viel dichter und homogen; sie stellen Zylinder dar mit einer deutlichen Rinde, die sich durch abweichenden Brechungsindex erkennen läßt.

Die Anzahl der Chromosomen.

Wohl das wichtigste Ergebnis der Zytologie ist das, daß die Anzahl der Chromosomen bei jeder Pflanzenart konstant ist. Während nun in der haploiden Phase die einzelnen Chromosomen als solche gut hervortreten, sind in der Literatur viele Fälle bekannt geworden, wo in der diploiden Phase die Kerne nicht immer während ihrer Teilung die erwartete Zahl von Chromosomen erkennen lassen. Dies beruht darauf, daß es in den Prophasen der Teilung in vegetativen Zellen häufig zu einer Verklumpung mehrerer Chromosomen kommt. So sind z. B. bei *Galtonia candicans* in diploiden Kernen zwölf große und vier kleine Chromosomen zu erwarten. Es gelang Strasburger (1905) auch nicht selten, diese Zahl sicherzustellen, öfters war das aber nicht möglich, und dann schien es besonders an den kleinen Chromosomen zu fehlen. Bei *Funkia* denkt man 12 große und 36 kleine Chromosomen antreffen zu müssen, man bringt aber diese Zahl niemals zusammen, kommt vielmehr nicht über 24 hinaus und vermißt im besonderen wieder die kleinen Chromosomen.

Da Miyake (1905) die Zahl der in die Synapsis der heterotypischen Teilung von *Funkia* eintretenden Chromosomenpaare geringer als 24 fand, möglicherweise betrug sie nur 12 Paare, und Strasburger beim Studium der Pollenmutterzellen derselben *Funkia* die nachträgliche Querteilung zuvor gesonderter längerer Chromosomenpaare in kürzere auffiel, so glaubt letzterer, daß es sich bei *Funkia* nicht um die Vereinigung von Chromosomen in den typischen Kernen, vielmehr um die Zerlegung einer Anzahl von Chromosomenpaaren in kürzere Abschnitte in den heterotypischen Teilungen handelt.

Bei einigen Pflanzen tritt das umgekehrte Verhalten auf, daß nämlich in den allotypischen Teilungen weniger Chromosomen auftreten, als sich nach der Zahl der Chromosomen in den somatischen Kernteilungen erwarten ließ. Bisher ist dies bei nur wenigen Pflanzen festgestellt worden, bei *Galtonia candicans* und *Muscari tenuiflorum* durch Nawaschin (1912) und bei *Najas major* durch Tscherno-yarow (1914), sowie bei *Narcissus* durch Stomps (1919). Diese überzähligen Chromosomen in den somatischen Teilungen unterscheiden sich von den übrigen durch ihre äußerst geringe Größe und ihr eigenartiges Verhalten während der Teilung des Kernes, weshalb sie auch von Nawaschin die Bezeichnung „Trabanten" erhielten. Jeder Trabant erweist sich in der Metaphase der Kernteilung durch einen dünnen Faden mit dem Autochromosom eines bestimmten Paares verbunden, spaltet sich wie letzteres und in der Anaphase folgen die Tochtertrabanten den Tochterchromosomen, indem sie mit ihnen ebenfalls durch Fäden verbunden sind. In der Prophase lassen sich diese Körperchen auf der Oberfläche des Nukleolus wahrnehmen, indem sie dicht an dem letzteren anliegen. Bei der Reduktionsteilung verschmelzen die Trabanten mit ihren Autochromosomen. Nawaschin stellte fest, daß bei einigen Individuen von *Galtonia* zwei Trabanten von gleicher Größe vorhanden sind, während bei anderen Individuen der eine Trabant stets kleiner ist als der andere, wodurch die Asymmetrie der Kernbestandteile bei diesen Individuen bedingt wird. Der gleiche „Kerndimorphismus" wurde von Nawaschin auch bei *Muscari tenuiflorum* gefunden, mit dem Unterschiede, daß sich hier die asymmetrische Rasse durch das Fehlen des einen Tochterchromosoms charakterisiert. Tschernoyarow (1914) fand bei *Najas major* zwei Trabanten und stellte

gleichzeitig fest, daß sowohl die männlichen wie die weiblichen Individuen einen vollkommen identischen Chromosomensatz besitzen, da sowohl in den einen wie in den anderen ein Paar gleicher Trabanten vorhanden ist. In der Reduktionskernplatte verschmelzen die Trabanten ebenfalls mit ihren Autochromosomen.

Die Aufdeckung dieser Verhältnisse erklärt auch den Widerspruch in den Arbeiten von Guignard (1899) und Müller (1912) über die Chromosomenzahl im Kerne von *Najas major*. Guignard untersuchte hauptsächlich die haploiden Kerne, so daß er als diploide Zahl 12 angibt, Müller bestimmte an somatischen Teilungen die Zahl der Chromosomen mit 14, wobei er die beiden Trabanten mitzählte.

Delaunay (1915) stellte fest, daß bei *Muscari*-Arten ein Kleinerwerden der Chromosomen Hand in Hand geht mit dem Sterilwerden der Blüten. Es werden durch Abschnürung und späteres Verschwinden bestimmte Chromosomenteile entfernt.

Die Chromosomen mit Trabanten sind dann die Übergänge zwischen den längeren und den kürzeren Chromosomen. Bei *Narcissus* kommen nach Stomps (1919) Verschmelzungen der Trabanten mit den zugehörigen großen Chromosomen bisweilen bereits in vegetativen Zellen zustande.

Abb. 12. *Najas marina*. Kernplatte in polarer Ansicht aus der Wurzel einer ♀ Pflanze. Die Trabanten-Chromosomen mit ihren „zugehörigen" größeren Chromosomen durch feine Fäden verbunden. (Nach Tschernoyarow 1914.)

Vielleicht dürfte auch die Angabe von Tahara (1910), daß die Gartenvarietät „Shirowase" von *Morus alba* in den somatischen Zellen 40—50 Chromosomen zeigt, während die heterotypische Kernplatte der Embryosackmutterzelle nur 17 Gemini besitzt, auf das Vorkommen von Trabanten zurückzuführen sein. Die abgebildeten Chromosomen der Reduktionsteilung sprechen sehr zugunsten dieser Auffassung, da eine Anzahl wesentlich größer sind, als man nach den Größenverhältnissen der diploiden Kernplatte erwarten sollte.

Auch die Angabe von Müller (1912), daß *Bulbine annua* 26 Chromosomen in der diploiden Generation besitzt, ist deswegen auffallend, weil bei den Liliaceen fast stets 24 als diploide Zahl vorkommt. Es wäre hier eine Untersuchung erwünscht, ob die haploide Zahl 12 ist und die Zahl 26 durch zwei Trabanten zustande kommt.

Weiter ist hier noch die Angabe Strasburgers (1888) zu erwähnen, daß in einer Anthere von *Chlorophytum Sternbergianum* einmal alle Kerne 14 Chromosomen besaßen, während die haploide Zahl sonst durchweg 12 war. Sollte es sich hier um ausgebliebene Kopulation von Trabanten handeln? Dann müßte die Diploidzahl 28 sein.

Endlich wird die haploide Chromosomenzahl für *Humulus lupulus* von Tournois (1914) zu 10 angegeben, nur ein Exemplar zeigte jedes Jahr in den Pollen- und Embryosackmutterzellen 15 Chromosomen. Die Pflanze zeigte auch eine eigenartige Umformung der Staubblätter. Auch hier wäre auf Trabanten zu untersuchen, es könnte sich jedoch auch um eine Mutation handeln.

Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß anscheinend das Fixierungsmittel imstande ist, eine Quersegmentierung der Chromosomen vorzu-

täuschen. So berichtet Lundegårdh (1912), daß er die Chromosomen von *Allium* und in gleicher Weise von *Vicia Faba* in der Metaphase häufig mehr oder weniger quersegmentiert gefunden habe. Besonders wollen sich die Chromosomen gern in der Mitte trennen, in dem Winkel des V, den sie zumeist bilden. Die Segmente bleiben in der Regel noch verklebt, d. h. die Querspalte tritt nur wie eine mehr oder weniger tiefe Furche hervor, unter Umständen tritt aber eine vollständige Durchschnürung ein, so daß die Chromosomen in zwei oder mehrere Teile zerfallen. Auch in diesem Fall nehmen aber die Teilstücke eine solche Lage in bezug aufeinander ein, daß sich immer ihr gemeinschaftlicher Ursprung verrät. Die Tendenz der Chromosomen, in zwei oder seltener mehrere Stücke zu zerfallen, ist in verschiedenen Fällen und auch wohl bei verschiedenen Chromosomen desselben Kerns verschieden ausgeprägt.

Bei *Hyacinthus orientalis v. albulus* beschreibt Caruthers (1921) segmentierte Chromosomen. Die Segmente sind im allgemeinen durch ein dünnes Fädchen verbunden, obgleich manchmal das Chromosom vollständig geteilt ist.

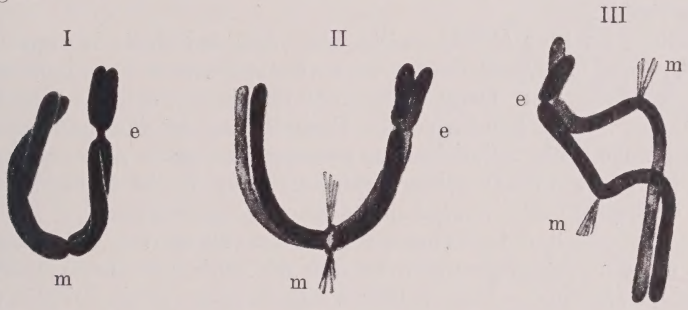


Abb. 13. *Vicia Faba.* Chromosomen aus einer somatischen Teilung. I und II „M-Chromosomen" im frühen Stadium der Metaphase, mit den m- und e-Einschnürungen. III die Trennung der Längshälften. (Nach Sakamura.)

Es scheint sich hier um ein Zwischenglied zwischen Chromosomen und Chromomeren zu handeln, besonders auch, da bei *Hyacinthus* sich keine Chromomeren nachweisen lassen.

Es liegt die Möglichkeit nahe, daß zur Erhaltung der Vererbungseigenschaften nicht die Permanenz des ganzen Chromosoms nötig ist, sondern daß die „Segmente" ihre Individualität bewahren, selbst wenn sie nicht immer zu den gleichen Gruppen oder Chromosomen verbunden sind.

Weitere Untersuchungen in dieser Frage ebenfalls an *Vicia Faba* bringt Sakamura (1915, 1916, 1920). Er zeigt, daß bei den Chromosomen von *Vicia* wie bei zahlreichen anderen Pflanzen häufig besondere Einschnitte zu beobachten sind, die die Grenze der Chromomeren bedeuten müssen. Er zeigt an Beispielen der Literatur, daß diese Einschnürungen viel weiter verbreitet sind, als man glaubte, und daß auch die „Trabanten-Chromosomen" nichts weiter sind als zeitweilig ganz losgetrennte Chromomeren. Gelegentlich kann eine völlige Durchschnürung auch sonst stattfinden, daher stammen dann die Angaben über „zu viel" Chromosomen. In somatischen Zellen zeigt sich das öfter als in generativen. Ja durch besondere Mittel, wie z. B. durch Radium- und Röntgenstrahlen, konnte ein förmliches „Pulverisieren" der großen Chromosomen in die einzelnen Chromomeren erreicht werden.

Sakamura konnte nun zeigen, daß zwei homologe somatische Chromosomen, die schon durch ihre besondere Länge sich auszeichnen, konstant am Ende und in der Mitte sich einschnüren und so Unterabteilungen des Chromosoms markieren.

Von großem Interesse ist es nun, daß die Einschnürungen durch Einwirkung äußerer Faktoren sehr verstärkt werden können, so z. B. durch Chloralhydrat, Benzin, Äther, Chloroform, Kokain, CO_2, Röntgenstrahlen usw.; am besten bewährt sich Chloralhydrat.

Newton (1924) findet, daß bei *Galtonia candicans* an jedem Chromosom ein proximaler Abschnitt durch Einschnürung abgegrenzt wird, aber bei einem Chromosomenpaar ist der durch einen dünnen Verbindungsfaden gebildete farblose Abstand des Endteiles größer als gewöhnlich, und dies gibt dann den Eindruck eines besonderen Trabanten. Bei *Galtonia princeps* findet man an drei Chromosomenpaaren solche „Trabanten". Jedenfalls ergibt sich hieraus, daß verschiedene solcher Einschnürungen zu beobachten sind, daß sie aber nicht eine bloße Zufälligkeit darstellen, sondern der Ausdruck einer bestimmten Anordnung der Gene im Chromosom darstellen.

Auch Taylor (1923) stellte fest, daß bei *Gasteria verrucosa* und *G. cheilophylla* die Spindelfasern an vorher gebildeten Einschnürungen des Chromosoms ansetzen. Dann müßte man annehmen, daß die Einschnürung das Primäre ist und hierdurch eine Umknickung des Chromosoms bewirkt wird, an welche die Spindelfasern ansetzen. In einer weiteren Arbeit ergänzt Taylor (1925) seine diesbezüglichen Beobachtungen an *Veltheimia viridifolia*, *Allium cepa* und *Cyrtanthus parviflorus*.

Andererseits findet man besonders bei den vegetativen Teilungen ein Verkleben einzelner Chromosomen, so daß die Zahl derselben von der zu erwartenden abweicht. Daß solche Verklebungen auch bei allotypischen Teilungen vorkommen, beschreiben Gates und Rees (1921) für *Lactuca*. Hier zeigten sich in der heterotypischen Metaphase statt der Normalzahl 9 in 50 % aller Fälle nur 7 oder 8 Chromosomen. Ein genaueres Studium ergab, daß es sich dann um Zusammenkleben von mehreren zu einer scheinbaren Einheit handelte.

Im allgemeinen kann man sagen, daß jede Zelle einer bestimmten Pflanze dieselbe Anzahl von Chromosomen führt, jedoch unterscheiden sich die somatischen Zellen von denen des Gametophyten dadurch, daß die ersteren die doppelte Anzahl als wie die des letzteren führen. Man nennt daher die Chromosomenzahl der vegetativen Zellen die **diploide** und die des Gametophyten die **haploide**.

Die Zahl der Chromosomen ist unter normalen Verhältnissen so konstant, daß sogar bestimmte Pflanzenfamilien sich durch die gleiche Anzahl der Chromosomen charakterisieren; so hat man z. B. für sämtliche Eualchimillen die Chromosomenzahl 64 gefunden.

Im allgemeinen hat eine systematische Gruppe stets dieselben Kardinalzahlen bzw. deren arithmetische Reihe.

Gegen die Konstanz der Chromosomenzahl sind verschiedene Einwände erhoben worden, die vor allem von della Valle (1909) gesammelt sind. Tischler (1915) tritt den Ausführungen della Valles entgegen.

So fand Winge (1917) für die Chenopodiaceen 6, 9 oder 18 Chromosomen und bei den Heliantheae als Grundzahl 8, während er bei den Anthemideae als Grundzahl 9 angibt (siehe auch *Rosa*, *Hyacinthus*, *Drosera*, *Ananas*, *Chrysanthemum* usw.).

Ich sehe davon ab, eine Aufstellung der bisher gefundenen Chromosomenzahlen der Blütenpflanzen zu geben, und verweise dieserhalb auf Tischler: „Allgemeine Karyologie“ und auf die „Spezielle Zytologie“ dieses Buches.

Die Länge der einzelnen Chromosomen ist oft sehr verschieden; in den vegetativen Zellen findet man nun stets, wie bereits mitgeteilt, daß je zwei Kernschleifen die gleiche Länge besitzen und daß innerhalb der Kernplatten die gleich langen Chromosomen meistens zu Paaren angeordnet sind. Wie später ausgeführt wird, kommt bei der Reduktionsteilung eine Trennung dieser Paare zustande und die gleich langen Chromosomen werden auf zwei verschiedene Kerne verteilt; nach der Befruchtung wird durch die Verdopplung der Kernschleifen die normale Anzahl wieder erreicht, und es bilden sich von neuem wieder die Chromosomenpaare.

Im allgemeinen wird man sagen können, daß die Chromosomen desselben Kernes verschiedene Länge besitzen, bzw. daß nur je zwei Chromosomen im vegetativen Kern einander in der Länge entsprechen. Doch nur bei solchen Pflanzen, deren Kerne auffällige Größenunterschiede der Chromosomen zeigen, läßt sich das Größenverhältnis klar feststellen.

Abb. 14. *Hosta Sieboldiana.* Metaphase einer Pollenmutterzelle. Vergr. 1500. (Nach Strasburger.)

Bei dieser Gelegenheit müssen wir auch das Vorkommen von Pflanzen mit doppelter Chromosomenzahl besprechen. Am bemerkenswertesten sind hier die Oenotheren. *Oenothera gigas*, eine Mutante von *Oenothera Lamarckiana*, hat die doppelte Chromosomenzahl ihrer Stammform, nämlich 28. Auch von *Oenothera stenomeres* und *pratincola* sind Mutanten mit doppelter Chromosomenzahl bekannt. Ferner gibt es Semigigasformen mit 21 Chromosomen, die sogenannten „triploiden“ Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*, *Oenothera lata* und *Oenothera biennis*. Gates und Thomas fanden bei *Oenothera lata* und *Oenothera semilata* 15 Chromosomen. Eine von Gates untersuchte *Oenothera Lamarckiana gigas* hatte 27 statt 28 Chromosomen.

Einesteils herrscht nun die Auffassung, daß die Größenverhältnisse der tetraploiden Pflanzen von der Chromosomenzahl abhängig und daß die „Gigas“-Pflanzen durch die Verschmelzung der Kerne nach der ersten Teilung des Eies entstanden seien. Demgegenüber tritt Stomps (1916) dafür ein, daß hier als Ursache eine Mutation anzunehmen sei. *Oenothera gigas* wäre dann durch Verschmelzen von zwei diploiden Keimzellen zustande gekommen. Theoretisch denkbar wäre nach dieser Auffassung auch die Verschmelzung einer haploiden mit einer diploiden Keimzelle, wie dies z. B. von Gates (1907) für die Bildung von *Oenothera Lamarckiana hybrida* (= 21 Chromosomen) aus *Oenothera lata* ♀ (mit diploider Eizelle) × *Oenothera lata* ♂ (mit haploider Spermazelle) angenommen wird. Auch durch Kreuzung von *Oenothera Lamarckiana* mit *Oenothera gigas* konnte Stomps (1912) eine Semigigasform mit 21 Chromosomen erzielen.

Gegen die Annahme, daß die Statur der Pflanze von der Größe der Chromosomenzahl abhängig ist, spricht vor allem, daß es univalente *Oenothera gigas*-Formen (mit nur 14 Chromosomen) gibt, die sich in der Statur nicht von den bivalenten unterscheiden. Ferner ist z. B. die von Gates beschriebene *Gigas*-Mutante mit nur 27 Chromosomen viel schwächer, als es dem Ausfall nur eines Chromosoms entsprechen würde.

Die Veränderung der Chromosomenzahl ist daher nach Stomps eine Begleiterscheinung, aber nicht Ursache der Mutation.

Die Entstehung „bivalenter" Rassen kann aber anscheinend auf verschiedene Weise erfolgen. Der von Farmer und Digby (1914) untersuchte Primelbastard verdankt seine Verdopplung der Chromosomenzahl, wie sich aus Messungen ergibt, einem Zerfall eines Chromosoms der univalenten Rasse in zwei der bivalenten. Daher erscheint es auch sehr verständlich, daß in diesem Falle kein Riesenwuchs beobachtet wurde.

Andererseits zeigten die von Gregory (1909 und 1914) untersuchten „Gigas"-Primeln eine Verdopplung der chromatischen Bestandteile. Besonders instruktiv wird diese Beziehung erläutert durch das Vorkommen einer „Gigas"-Rasse von *Primula sinensis*, bei der die Haploidzahl nicht verändert war, nur waren bei der Riesenrasse die Kerne sämtlich größer. Die Kern- bzw. die Zellgröße wird also nicht durch die Zahl, sondern durch die Form bzw. die Masse der chromatischen Elemente beeinflußt.

Die Vermehrung der Chromatinmasse kann nun einesteils durch Erhöhung der Chromosomenzahl hervorgerufen werden, wodurch eine Kern- und Zellvergrößerung somatischer und Fortpflanzungszellen bewirkt wird, wie bei den Gigas- und Herorassen (*Oenothera*, *Primula*, *Solanum* usw.), andernteils durch Vergrößerung der Chromosomen bei gleichbleibender Zahl und als Folge davon Vergrößerung der ausgewachsenen Zellen bei gleichbleibender Größe der embryonalen, wie bei den Pseudogigasrassen (*Phragmites communis* var. *Pseudodonax*).

Ebenso dürfen wir wohl auch die entsprechenden Zwergformen uns zustande gekommen denken:

1. Durch Verringerung der Chromosomenzahl und entsprechende Kern- und Zellverkleinerung in somatischen und Fortpflanzungszellen; Pygmaeusrassen (bei Phanerogamen bisher nicht bekannt).

2. Durch Verkleinerung der einzelnen Chromosomen bei gleichbleibender Zahl, Verkleinerung der ausgewachsenen somatischen Zellen bei gleichbleibender Größe der Fortpflanzungszellen. Pseudopygmaeusrassen (nach Tischler 1919). Hierher gehört vielleicht *Oenothera Lamarckiana* var. *nanella*, ferner auch die von Sierp (1914) untersuchten Zwergrassen; leider fehlen hier vielfach Angaben über die Größe der gerade besonders wichtigen Pollenmutterzellen oder Pollenkörner. Wo diese gemessen sind, erwiesen sie sich aber bei beiden Rassen als gleich groß oder zeigten nur sehr geringe Differenzen: *Clarkia pulchella*, *Lathyrus odoratus*, *Nigella damascena* und *Viola tricolor*. Die Pollenmutterzellen wurden gar nicht berücksichtigt.

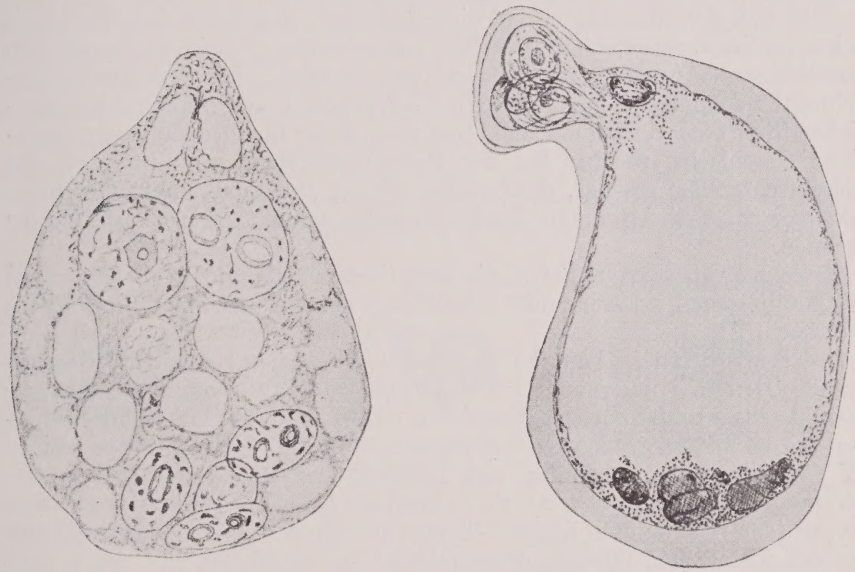
Es würde zu weit führen, an dieser Stelle auf mehrere Beispiele einzugehen; die besondere Literatur findet sich unter den einzelnen Arten im zweiten Teile.

Die Geschlechtschromosomen.

Bis in die neueste Zeit nahm man auf Grund der mikroskopischen Forschung an, daß eine bestimmte Pflanzenart in ihrem Diploidsatz stets nur eine gerade Chromosomenzahl besitze, während man für das Tierreich gefunden hatte, daß sich das ♂ und ♀ Geschlecht häufig durch eine verschiedene Anzahl von Chromosomen unterscheiden.

Nun haben wir im Pflanzenreich in der Mehrzahl mit hermaphroditen Pflanzen zu tun, d. h. also eine somatische Zelle der betreffenden Pflanze enthält in ihrem Diploidsatz sowohl die Anlagen für das männliche wie für

das weibliche Geschlecht. Bei der Bildung der Blüte überwiegt nun an dem Vegetationspunkt eines Staubgefäßes das ♂ Geschlecht über das ♀, so daß dort ein ♂ Geschlechtsorgan mit den ♂ Geschlechtszellen (Pollenkörnern) gebildet wird; in gleicher Weise findet am Vegetationspunkt des Fruchtknotens ein Überwiegen der ♀ Tendenzen über die ♂ Tendenzen statt. Der Chromosomensatz, die „Chromosomengarnitur", bleibt aber bei dieser Dominanz des einen Geschlechtes über das andere unverändert. Dies ergibt sich vor allem daraus, daß ein Rückschlag dieser Tendenzen erfolgen kann. So können die Staubblätter wieder geschlechtlich indifferent werden und sich in Blumenblätter umwandeln (gefüllte Blüten, Petaloidwerden der Antheren), ja selbst die Mikrosporen können nachträglich zu Makrosporen werden. Ein solcher Fall wurde z. B. von Němec (1898) bei den Pollen-



a b

Abb. 15. *Hyacinthus orientalis.* Pollenkörner aus petaloiden Antheren. a auf dem Wege zu einer Art „Embryosackbildung", b zu einem typischen Embryosack angewachsen. (Nach Němec 1898.)

körnern der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* beobachtet. In diesen Pollenkörnern wurde ein normaler Embryosack gebildet.

Auch die ♀ Tendenz des Fruchtknotens kann völlig umschlagen, so daß im Fruchtknoten oder am Fruchtknoten Antheren mit Pollenkörnern gebildet werden.

Das Kennzeichen einer Dominanz ist daher durch die Möglichkeit einer Umkehrung der Tendenz gegeben. Die Dominanz ist also reversibel.

Auch die monözischen Pflanzen enthalten in ihren Kernen beide Geschlechter im latenten Zustande.

Bei den Tieren, soweit sie nicht Zwitter sind, wie z. B. den Schnecken, hat man nun festgestellt, daß das ♂ und ♀ Geschlecht sich durch ihren Chromosomensatz unterscheiden. Der einfachste Typus, der z. B. bei der

Wanze *Protenor* vorkommt und daher kurz als der *Protenor*-Typus bezeichnet wird, zeichnet sich dadurch aus, daß ein besonders großes Chromosom (akzessorisches Chromosom, Heterochromosom) bei der Reduktionsteilung ungeteilt bleibt und nur einem der beiden Tochterkerne zufällt. Bei der homöotypischen Teilung teilt es sich wieder und infolgedessen haben von den vier durch die allotypischen Teilungen entstandenen Kernen nur zwei dies Heterochromosom (Geschlechtschromosom, X-Chromosom).

Der zweite Typus, der ebenfalls häufig auftritt, der sogenannte *Lygaeus*-Typus, kennzeichnet sich dadurch, daß die eine Hälfte der männlichen Geschlechtszellen ein großes X-Chromosom, die andere ein besonders kleines Y-Chromosom besitzt.

Außerdem finden sich im Tierreich noch eine Anzahl anderer komplizierter Typen von Geschlechtschromosomen vor.

Es ließ sich nun zeigen, daß die männlichen und weiblichen Tiere sich schon darin unterscheiden, daß ihre somatischen (diploiden) Kerne eine verschiedene Anzahl von Chromosomen besitzen. Das männliche Geschlecht zeichnet sich nur durch ein X-Chromosom aus, während im weiblichen ihrer zwei vorhanden sind. Man muß daher für diese Fälle das weibliche Geschlecht, welches bei der Reduktionsteilung nur eine Art von Geschlechtszellen erzeugt, das *homogametische*, und das männliche, welches zwei verschiedene Arten von Geschlechtszellen erzeugt, das *heterogametische* nennen.

Beim Lygaeustypus haben die somatischen Zellen des Weibchens zwei Y-Chromosomen, während die männlichen ein X- und ein Y-Chromosom besitzen.

Nachdem von Allen (1917) bei dem diözischen Lebermoos *Sphaerocarpus Donnellii* und von Schacke (1919) bei *Sphaerocarpus texanus* Geschlechtschromosomen nachgewiesen waren, indem nämlich die ♀ Pflanzen ein besonders großes (X-)Chromosom und die ♂ Pflanzen ein kleines (Y-)Chromosom besitzen, die sich beide in den hermaphroditen Sporophyten paaren, gelang es Santos (1923) bei *Helodea gigantea* den gleichen Typus (den sogenannten *Lygaeus*-Typus) aufzufinden. *Helodea gigantea* hat bei den männlichen Pflanzen 48 somatische Chromosomen, von denen zwei besonders groß und eins ungewöhnlich klein aussehen. Diese formieren sich in der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen zu 24 Paaren, so daß 22 Paare von Normalgröße, ein Paar von den Riesenchromosomen und ein Paar von dem kleinen mit einem Normalchromosom gebildet werden. Bei der Trennung der Partner gelangt dann das kleine Chromosom in zwei Tetraden, das korrespondierende Normalchromosom in die zwei andern.

Ferner untersuchte Santos (1924) *Helodea canadensis*, und zwar hiervon die männliche Haploidgeneration. Die Chromosomen stimmen völlig mit denen von *Helodea gigantea* überein, nur sind sie kleiner. Die Haploidzahl ist 24, hierunter befindet sich ein sehr langes Chromosom und beim ♀ ein normalgroßes Y-Chromosom, beim ♂ ein kleines X-Chromosom, so daß wir hier also ebenfalls den *Lygaeus*-Typus haben.

In neuerer Zeit werden von Blackburn (1923) und Winge (1923) Geschlechtschromosomen bei *Melandrium album* angegeben. Ferner von Winge (1923) bei *Humulus lupulus* und *japonicus* sowie von Kihara und Ono (1923) bei *Rumex acetosa* und endlich bei *Vallisneria spiralis* von Winge (1923). Bei letzterer Pflanze liegt der Protenortyp vor: ♀ = 16 + 2 X, ♂ = 16 + X.

Die Weibchen, die sich durch ein Plus eines Heterochromosoms auszeichnen, überwiegen in der Natur gegenüber den Männchen etwas, vielleicht hängt dies mit der größeren Chromatinmenge zusammen, da andere Pflanzen, die sicher keine Heterochromosomen haben, wie z. B. *Spinacia*, kein Überwiegen der Weibchen zeigen.

Kihara und Ono (1923) fanden bei männlichen Pflanzen von *Rumex acetosa* 15 Chromosomen, während die Wurzelspitzen von weiblichen Pflanzen nur 14 Chromosomen zeigten. In der heterotypischen Metaphase sahen sie neben sechs zweiwertigen Autosomen ein dreiteiliges Chromosom, das aus einem großen und zwei kleinen Stücken besteht. Es teilt sich während der Anaphase quer. Die Zahl der Chromosomen der Pollenkörner ist daher 7 oder 8, die ersten enthalten das lange Chromosom.

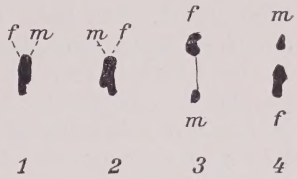


Abb. 16. *Helodea canadensis*. Geschlechtschromosomen. m = ♂, f = ♀ Geschlechtschromosomen. 1 und 2 aus der Diakinese, 3 und 4 aus der Metaphase der heterotypischen Teilung. (Nach Santos 1924.)

Die Untersuchungen von Kihara und Ono (1923) über das Geschlechtschromosom von *Rumex acetosa* wurden von Sinotô (1924) bestätigt und erweitert. In der Diakinese finden sich sechs kleine bivalente Chromosomen und ein größeres trivalentes. Jedes der sechs biva-

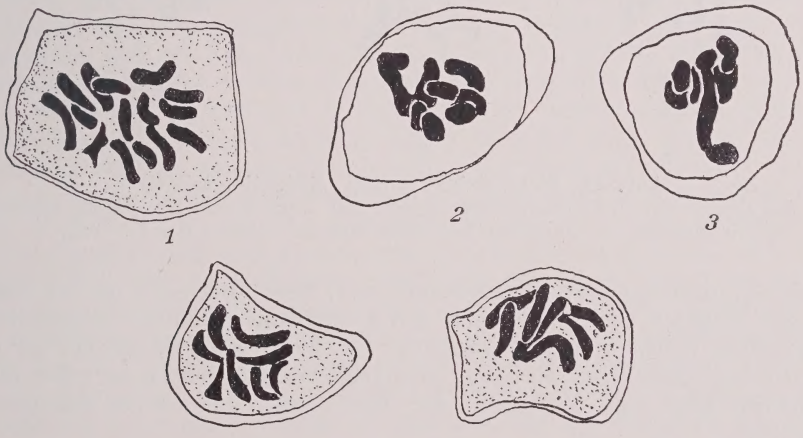


Abb. 17. *Rumex acetosa L.*

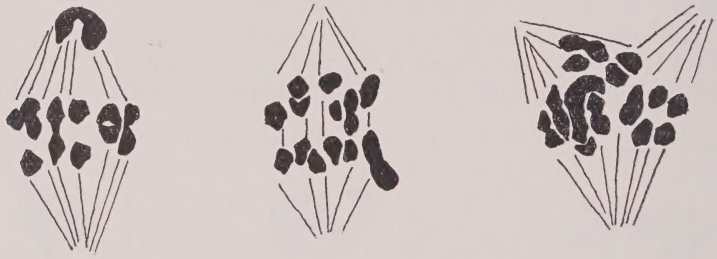
1 somatische Zelle eines ♂ Stockes mit 15 Chromosomen. 2 und 3 Stadien der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzelle mit dem großen „trivalenten" Chromosom. 4 Teilung des primären Pollenkerns, acht Chromosomen. 5 Teilung des primären Pollenkerns, sieben Chromosomen. (Nach Sinotô 1924.)

lenten Chromosomen teilt sich in der Metaphase in zwei univalente Chromosomen, während das trivalente Chromosom die Form eines V besitzt und sich so teilt, daß die beiden Arme des V nach dem einen Pol wandern (= m_1 und m_2) und die Spitze des V (= M) nach dem anderen Pol wandert. In der Anaphase bekommt dann der eine Tochterkern acht, der andere sieben Chromosomen, und infolgedessen wird bei der Tetradenbildung der Pollenkörner die eine Hälfte Pollenkörner mit acht, die andere mit sieben

Chromosomen ausgestattet. Die männlichen Stöcke von *Rumex acetosa* haben 15, die weiblichen 14 Chromosomen; bei den männlichen Stöcken finden wir ein besonders großes, bei den weiblichen Stöcken zwei große Chromosomen. Diese großen Chromosomen stammen von dem trivalenten Chromosom. Man kann daher das M-Chromosom als X-Chromosom und die $m_1 + m_2$-Chromosomen als Y-Chromosomen ansprechen, wie dies auch Kihara und Ono getan haben.

Heitz (1925) beschreibt gleichfalls die Geschlechtschromosomen von *Melandrium album*. Da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen erschien, daß das Strasburgersche Material eine andere Rasse hätte darstellen können, untersuchte er die Präparate Strasburgers. „In sämtlichen in Betracht kommenden Schnitten zeigen die betreffenden Chromosomen aufs klarste starke Größendifferenzen, die auch einem Unbefangenen sofort auffallen müßten. Nach auch nur annähernd gleich großen sucht man vergebens."

Ferner beschreibt Heitz Abweichungen von der normalen Reduktionsteilung, z. B. dreipolige Spindeln, wie sie bisher nur aus den Reduk-



a *b* *c*

Abb. 18. *Melandrium album*. Reduktionsteilung.
a das Geschlechtschromosomenpaar ungetrennt nach einem Spindelpol verlagert b normale, c dreipolige Reduktionsspindel. (Nach Heitz 1925.)

tionsteilungen von Bastarden bekannt sind; diese fanden sich nur bei männlichen Pflanzen. Bei männlichen und weiblichen Pflanzen kommen gelegentlich Verlagerungen meistens der Geschlechtsgemini, seltener der der Autosomen nach einem einzigen Spindelpole vor. Möglicherweise geben diese Abnormitäten eine Erklärung zur Entstehung pflanzlicher sekundärer Zwitter.

Bei den *Melandrium*-Weibchen ist nach Heitz der Nachweis der Geschlechtschromosomen schwieriger, da diese stets stark gekrümmt sind.

Bei dem zwittrigen *Melandrium noctiflorum* sind nach Schürhoff (1925) die Chromosomen von ziemlich der gleichen Größe, eine Differenz in den Chromosomensätzen der Pollenkörper ist nicht festzustellen.

Für *Mercurialis annua* gibt Yampolsky (1925) an, daß die Chromosomen zwar in der Größe variieren, aber keine Geschlechtschromosomen erkennen lassen.

Die Spindelfasern.

Die Spindelfasern sind bei den Phanerogamen als rein zytoplasmatische Gebilde anzusprechen. Früher wurde teilweise angenommen, daß sie aus dem Material des Kernkörperchens entständen, doch ist diese Anschauung zurzeit wohl überlebt.

Die Spindelfasern können sowohl intranuklear (z. B. bei der ersten Teilung des befruchteten Eies mancher Gymnospermen) als vor allem extranuklear entstehen. Fast stets finden wir, mit Ausnahme des bereits angeführten Falles, den letzteren Modus bei den Blütenpflanzen verwirklicht. Doch tritt z. B. Robyns (1924) für eine stets intranuklear auftretende Spindel ein.

Wir teilen die Spindelfasern in zwei Gruppen, nämlich die Zugfasern und die Stützfasern.

Die Zugfasern haben die Aufgabe, wie schon beschrieben, die Chromosomen in die Äquatorialebene zu befördern und die Tochterchromosomen an die beiden Pole zu bringen. Dafür, daß die Zugfasern diese Tätigkeit wirklich ausüben, gibt es manche Beweise, wir haben bereits angeführt, daß die Chromosomen da, wo sie von den Zugfasern erfaßt werden, sich umbiegen und mit dieser Umbiegungsstelle zuerst an die Pole gelangen. Am besten wird diese Tatsache wohl dadurch demonstriert, daß bei Zerstörung der Zugfasern auf experimentellem Wege die Chromosomen regellos in der Zelle verteilt werden.

Die Stützfasern haben anscheinend in erster Linie die Aufgabe, den mechanischen Halt für die karyokinetische Spindelfigur abzugeben, ferner dienen sie zur Anlage der Zellwand. Während nun die Zugfasern nur bei der Kernteilung ausgebildet werden, kann der Phragmoplast zur Ausbildung von Zellwänden jederzeit unabhängig von der Kernteilung angelegt werden.

Besonders skeptisch verhält sich Zacharias (1903), der das Vorhandensein von Spindelfasern auf Grund seiner und anderer Forscher an lebendem Material gemachten Beobachtungen bezweifelt und damit auch bestreitet, daß die Kern- und Zellteilungstheorien, die mit ziehenden und schiebenden Fasern rechnen, eine gesicherte Grundlage haben.

Abgesehen davon, daß es im Tierreiche manche Objekte gibt, an denen die Spindelfasern auch im Leben zu sehen sind, können wir die Existenz von Spindelfasern heute wohl nicht mehr anzweifeln.

Es sei hierbei nur hingewiesen auf die Figuren Demoors (1894) und de Wildemanns (1891), welche in den nach dem Leben gezeichneten Kernteilungsfiguren von *Tradescantia*-Haaren Fasern abbilden. Strasburger (1900) fand allerdings erst dann an den im Leben studierten Teilungsbildern der Endospermkerne von *Monotropa* die Spindelfasern und Verbindungsfäden, als die Untersuchungsobjekte abzusterben begannen.

Die Anschauung Strasburgers über die Beziehungen zwischen Nukleolarsubstanz und Spindelfasern ist bereits bei der Behandlung der Nukleolen besprochen worden, so daß sich hier ein Eingehen auf diese Theorien erübrigen dürfte.

Über die Art und Weise der Spindelbildung liegt eine große Anzahl von Untersuchungen vor. Nachdem Guignard (1891) die Spindelbildung besonders an Pollen- und Embryosackmutterzellen von *Lilium Martagon* fälschlich als von Zentrosomen ausgehend geschildert hatte, berichtete Belajeff (1894) über die Teilung in den Pollenmutterzellen von *Larix* und verschiedenen Liliaceen und beschrieb vor allem die schon früher von Strasburger und anderen Forschern erwähnten, mehrpoligen Spindeln, wobei er die Vermutung aussprach, daß diese Bildungen Entwicklungsstadien der zweipoligen Spindeln seien; diese Vermutung stellte sich auch als richtig heraus.

Farmer (1895), der sich gegen die Angaben von Guignard wandte, und Strasburger (1895) folgten dann mit ihren Untersuchungen vorwiegend an Pollenmutterzellen von *Lilium* und *Larix*.

Im besonderen wurden jedoch die Verhältnisse geklärt durch die Zytologischen Studien aus dem Bonner Botanischen Institut (1897). So untersuchte Mottier die Pollenmutterzellen von *Helleborus foetidus*, *Podophyllum peltatum*, *Lilium Martagon*, *Lilium candidum*, *Lilium umbellatum*, *Fritillaria persica* und zum Vergleich mit den Gymnospermen die Pollenmutterzellen von *Pinus Laricio*. Von den anderen Mitarbeitern an diesen Studien wurde die Spindelentwicklung bei den Kryptogamen studiert. Die Ergebnisse dieser Studien können wie folgt zusammengefaßt werden:

Abb. 19. *Allium Cepa.* Faserig gestreifte „Polkappen" am Zellkern; die Chromosomen fertig differenziert. (Nach Grégoire.)

Um den Kern, dessen Wandung, wie Strasburger annimmt, aus Hautschicht besteht, bildet sich in Pollenmutterzellen ein Faserfilz von „Kino"-Plasma aus, welcher durch zarte Fäden mit der äußeren Hautschicht der Zelle in Verbindung steht. Allmählich ordnen sich in diesem Filz eine Anzahl Fasern zu Polen an, die zum Teil die Hautschicht erreichen, zum Teil frei im Zytoplasma endigen. Neue Pole treten hinzu, so daß wir einen multipolaren Kinoplasmakörper vor uns haben. Unterdessen hat sich die Kernwand aufgelöst, die Fasern sind in die Kernhöhle hineingedrungen und haben sich zum Teil an die aus dem Kern herausgesonderten Chromosomen angesetzt, zum Teil trafen sie mit solchen, die von entgegengesetzter Seite kamen, zusammen und verschmolzen zu fortlaufenden Fäden. Mit fortschreitender Ausbildung der Spindelfigur schwindet das Kernkörperchen. Einige der zahlreichen Pole werden nunmehr eingezogen, andere treten zusammen in der Art, daß sie sich an zwei gegenüberliegenden Seiten des Kerns zu je einem Pol vereinigen, wodurch die typische zweipolige Spindelfigur erreicht wird. Die Pole der fertigen Spindel sind in vielen Fällen an der Hautschicht befestigt, andernfalls erscheint die Spindelfigur durch zahlreiche Kinoplasmafasern an ihr suspendiert.

Osterhout (1902) beschreibt die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen von *Agave americana*. Während der frühen Stadien der ersten Teilung ist die Spindel in einer besonderen Membran zytoplasmatischen Ursprungs eingeschlossen. Die Funktion dieser Membran scheint der Kernwand zu entsprechen, sie dient zur Abgrenzung von Zytoplasma. Ein Fasernetz findet sich nicht. Die spindelbildenden Fasern sind radial angeordnet und gehen von der Spindelmembran zur Kernwand. Die Spindelbildung bei der zweiten Teilung ist von der ersten grundverschieden.

Es wurde schon erwähnt, daß sich öfters auch innerhalb der Kernhöhle ein Faserwerk ausbildet, welches, nach Auflösung der Kernwand mit den extranuklear entstandenen Fasern vereint, den Spindelkörper aufbaut und

daß ferner in verschiedenen Fällen die Spindel vollkommen intranuklear entstehen kann (Belajeff 1894, Strasburger 1900, Koernicke 1901).

In zahlreichen Arbeiten wurden weiterhin noch die Details bei der Spindelbildung in Pollen- und Embryosackmutterzellen erforscht. Daß in letzteren die Spindelbildung in derselben Weise vonstatten geht wie in den Pollenmutterzellen, lehrten vor allem die Arbeiten von Mottier (1898) und Schniewind-Thies (1901).

Besondere Erwähnung verdient noch die Teilung des primären Kerns im Pollenkorn. Die Kernspindel setzt sich hier an dem einen Pole meist breit an die Zellwand an, wo an diesen Stellen sogar kleine Knötchen sichtbar sind, während der andere Pol, der meist auch nicht spitz zuläuft, genau in der Mitte der Zelle endigt. Durch diese Lagerung der Spindel wird erreicht, daß eine kleinere halbmondförmige Zelle in der großen Mutterzelle abgegeben wird.

Němec (1898) glaubte in der Art der Spindelbildung einen Unterschied zwischen der Teilung der Kerne vegetativer und reproduktiver Gewebe gefunden zu haben. Er fand die Anlage der Kernspindel in den Pollenmutterzellen multipolar, in den vegetativen Zellen derselben Pflanze bipolar. Mottier (1898) hatte dagegen auch in vegetativen Zellen multipolare Spindeln gefunden. Der hierdurch gegebene Gegensatz ist jedoch, wie Strasburger (1900) gelegentlich einer Besprechung dieser Verhältnisse ausführte, nur scheinbar. Němecs Angaben ließen sich mit denen Mottiers vereinigen, da die Extreme durch Zwischenglieder verbunden seien.

In Anknüpfung an die Arbeit Hofs (1898), der sich im Bonner Institut besonders in Rücksicht auf die Spindelbildung mit der Untersuchung der Kernteilung in den Meristemen der höheren Pflanzen beschäftigte, gibt Strasburger eine eingehende Schilderung der Spindelbildung in vegetativen Zellen:

Bei Beginn der Kernteilung, kurz bevor die Chromosomen sich aussondern, umgibt sich der Kern mit einer dünnen Lage von feinfaserigem Kinoplasma. Diese Kinoplasmahülle wird nun von den beiden zukünftigen Polflächen kappenförmig abgehoben, indem sich zwischen ihr und der Kernwandung eine kernsaftähnliche Flüssigkeit sammelt. An den Polflächen erscheint die Hülle stärker als am Äquator. In ähnlicher Weise, wie in anderen Fällen die Spindelfasern in die mit Kernsaft erfüllte Kernhöhle eindringen und fortwachsen, treten allmählich von der Kinoplasmahülle Fasern in die safterfüllten Kappenräume hinein, welche alsbald die Kernwand erreichen und eine extranukleare Spindelanlage darstellen. Währenddessen strecken sich die Kappen in die Länge und spitzen sich gleichzeitig zu. Die an Zahl zunehmenden Fasern konvergieren nach den Polen und treffen dort meist zusammen. Sie können aber auch längere Zeit an ihrem Polende getrennt bleiben, bzw. nicht in einem Punkte, sondern in mehreren Punkten zusammenschließen. Dann schwindet die Kernwand, und zwar zunächst an den nach den Polen zu gelegenen Seiten, worauf die Spindelfasern in die Kernhöhle hinein wachsen. Dort bilden sie entweder die Zugfasern oder die Stützfasern. Beide Arten von Fasern sind dabei zwischen einander verteilt, eine Unterscheidung von Mantelfasern und Zentralfasern, wie Němec (1899) sie macht, läßt Strasburger (1900) nicht gelten.

In plasmaarmen Zellen, die auch nur wenig „Kino"-Plasma führen, soll sich nach Strasburger die Spindelanlage vollkommen intranuklear vollziehen. Doch dürfte dagegen einzuwenden sein, daß zwar die Bildung der Spindelanlage sich wegen der geringen Menge von „Kino"-Plasma nicht so gut verfolgen läßt, daß aber in jeder Zelle, deren Kern zur Teilung schreitet, auch genügend Substanz für diese Teilung zur Verfügung steht, so daß der Kern nicht gezwungen ist, die Spindelanlage selbst herzustellen.

Nach den Untersuchungen von Dévisé (1914) an Pollenmutterzellen von *Larix* soll die Spindel aus dem Kern entstehen. Die von früheren Autoren als beginnende Spindelbildung im Zytoplasma beschriebenen Strukturen sollen Veränderungen des Mitochondrienapparates sein, die mit der Spindelbildung nichts zu tun haben. Die gebildete Spindel stellt eine vollkommene Neubildung dar, die vom Zytoplasma scharf geschieden ist.

Strasburger unterscheidet noch zwischen der multipolar-diarchen Spindelanlage der Gewebszellen und der multipolar-polyarchen Spindelanlage der Sporenmutterzellen.

Während man früher auf botanischer Seite die Ansicht hegte, daß sämtliche Spindelfasern kontinuierlich von einem Pol zum anderen verliefen und die Chromosomenhälften längs dieser Fasern zu den Polen glitten, wandte man sich später der zoologischen Auffassung einer Beförderung der Tochterchromosomen nach den Polen durch sich kontrahierende Zugfasern zu. Zur Aufklärung dieser Fragen trugen besonders Belajeff (1894), Guignard (1885, 1891), Strasburger (1900), Mottier (1897) u. A. bei.

Während Fischer (1899) die Bewegung der Chromosomen, falls man ihnen nicht eigenes Bewegungsvermögen zuschreiben will, von den allverbreiteten Eigenschaften der Bewegung und des Wachstums des Protoplasmas, an denen auch der Kern teilnimmt, ableiten möchte, steht die weitaus größte Zahl der botanischen Zytologen auf dem Standpunkt, daß die Chromosomen von den Zugfasern ergriffen und an die Pole befördert werden. Doch sei darauf hingewiesen, daß sich namentlich in neuerer Zeit eine starke Strömung gegen diese Auffassung bemerkbar macht. Strasburger nimmt an, daß die Verkürzung der Zugfasern auf Substanzabgabe aus ihnen beruht; auch läßt sich eine Verdichtung der Spindelfasern beim Herannahen der Tochterchromosomen an die Pole erkennen.

Einen abweichenden Standpunkt bezüglich der Spindelbildung nimmt ferner Lawson (1911) ein. Er vertritt die Anschauung, daß die achromatische Kernfigur keinen aktiven Faktor bei der Mitose darstellt, sondern nur das Produkt osmotischer Veränderungen im Kern ist. Es wurden Pollenmutterzellen von *Disporum*, *Gladiolus*, *Yucca*, *Hedera* und die Wurzelspitzen von *Allium* untersucht. In den Pollenmutterzellen beginnt nach dem Hauptwachstum des Kernes während des Synapsisstadiums die Kernhöhle sich zu verkleinern. Die Kernmembran ist nicht nur ausdehnungsfähig, sondern elastisch, so daß der Austritt von Kernsaft aus dem Kern in das Zytoplasma von einer Verringerung der Kerngröße begleitet wird. Wenn der Kern sein größtes Volumen besitzt, zeigt das Zytoplasma eine netzartige Struktur; verringert sich aber seine Größe, so wird das Netzwerk mitgezogen und bekommt durch den Zug allmählich das Aussehen von Fäden. Die Kernwand verschwindet tatsächlich nicht, sondern legt sich später eng den Chromosomen an, so daß sie nicht mehr zu erkennen ist. Da diese Kern-

membran aus dem gleichen Zytoplasma besteht wie die Fasern, so ist es verständlich, daß jedes Chromosom durch seine umgebende Membran mit einigen Fasern des Zytoplasmas in Zusammenhang bleibt. Die Bipolarität der Fasern ist auf das Entstehen neuer Spannungen im Zytoplasma zurückzuführen, so daß vorher faseriges Zytoplasma wieder netzartig und netzartiges faserig werden kann. Die Spitzen der multipolaren Spindel vereinigen sich nicht, sondern die bipolare Spannung führt zur Erscheinung bipolarer Spindeln. In vegetativen Zellen kommt es wegen der vorhandenen Vakuolen nicht zur Bildung einer multipolaren Spindelanlage, während die Pollenmutterzellen praktisch frei von Vakuolen sind.

Robyns (1924) ist der Ansicht, daß die Kernteilungsspindel rein nuklearen Ursprungs ist, eine Anschauung, die vor allem seit 1882 von Zacharias und seit 1884 von Carnoy stets vertreten wurde. Für viele Fälle, namentlich die Teilung der Eizelle bei den Gymnospermen ist eine intranukleare Spindelbildung seit langem bekannt.

Die Entwicklung der Polkappen und der Kernspindel geht nach Robyns in folgender Weise vor sich. In der Prophase vor dem ersten Erscheinen der Spindel zeigt der Zellkern ein bemerkenswertes Wachstum. Der Kernsaft der im Ruhekern einen einzigen kolloidalen Komplex mit den Chromosomen bildete, trennt sich während der Vergrößerung von ihnen — das Phänomen der „Entmischung“ — er zwingt die Chromosomen, sich auseinander zu spreizen, indem er zwischen sie eindringt, und ist so unter Mitwirkung der Flüssigkeit des Zytoplasmas die Ursache der Kernvergrößerung. Gleichzeitig verdünnt sich der Kernsaft mehr und mehr, wobei seine Viskosität abnimmt. Die Grenze des Kerns in der Prophase ist nuklearen Ursprungs; sie ist heterogen, einesteils von den Chromosomen gebildet, die direkt das Zytoplasma berühren, und andernteils von einer Kernmembran, die zwischen den Chromosomen ausgebreitet ist. Diese Membran ist nichts anderes als die Oberflächenhaut des Kernsaftes. Das Zytoplasma ist während der Prophase in der ganzen Zelle homogen. Man findet niemals besondere Anhäufungen an den künftigen Spindelpolen. Das erste Auftreten der Spindel ist immer an zwei gegenüberliegenden Punkten des Kernes in Form von zwei rundlichen Polkappen bemerkbar. Die Polkappen stammen vom Kern, sie liegen in dem Teil der Kernhöhle, der durch eine äquatoriale Zusammenziehung des Kerns frei geworden ist. Diese Kontraktion des Kerns beginnt an zwei gegenüberliegenden Polen und ist ein deutliches Zeichen für die Bipolarität der Zelle. Die Substanz der Polkappen stammt vom Kernsaft, sie ist homogen, ein Gel ohne irgendeine Struktur, das durch Einwirkung von Reagentien eine netzartige Struktur bekommt. In dem Augenblick, in dem die Kernmembran zu verschwinden beginnt und die Chromosomen frei werden, strecken sich die Polkappen und werden so zu Spindeln. Diese Änderung der äußeren Form ist begleitet von einer allgemeinen Orientierung der ganzen Polkappensubstanz. Gerade für den Beginn der Spindelbildung beschreiben die verschiedenen Autoren das Auftreten von Fibrillen im Innern der Polkappen. Diese künstlichen Fibrillen sind in Wirklichkeit lamellenartig. Der äquatoriale Teil der definitiven Spindel differenziert sich aus dem Kernsaft, der bei der Kontraktion des Kerns übrig geblieben war. Die Spindel während der Kernteilung besteht aus einer achromatischen Substanz im Zustande eines konzentrierten Gels, welches als ein einheitliches Ganzes zwischen den Polen gelagert ist. Die Spindelfasern, welche von den verschiedenen Autoren beschrieben werden,

sind nur verschiedene Produkte der Veränderung der Spindelsubstanz. Während der Anaphase verliert der Spindelkörper allmählich an Konsistenz und büßt gleichzeitig die Orientierung seiner Teilchen zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen ein, während an den Polen die Konstitution der Metaphasenspindel erhalten bleibt. Am Schluß der Anaphase ist der Spindelteil zwischen den Polen und den Tochterchromosomen völlig durch eine wenig dichte Substanz besetzt, ohne jede sichtbare Struktur.

Die gleiche Ansicht hatte vorher bereits D é v i s é (1922) ausgesprochen. Auch dieser Autor ist der Meinung, daß die Entwicklung der Spindel sich innerhalb des Kernes ohne Beteiligung zytoplasmatischer Elemente vollziehe.

Während man bisher glaubte, daß der Anheftungspunkt der Spindelfasern an die Chromosomen zufälliger Natur sei, zeigte T a y l o r (1925), daß jedes einzelne Chromosom regelmäßig an einer ganz bestimmten Stelle sich umbiegt und hier von den Spindelfasern erfaßt wird.

Daß die Verbindungsfäden keine Kunstprodukte der Fixierung sind, geht aus den Beobachtungen S c h a e d e s (1925) an lebendem Material von *Allium cepa* hervor. Die anderslautende Angabe von L u n d e g å r d h (1910) erklärt er damit, daß diesem kranke oder tote Zellen vorgelegen haben, in denen die Verbindungsfäden nicht mehr bestehen.

Hingegen ist R o s e n (1925) der Ansicht, daß weder Spindel noch Kerntonne aus Fäden besteht, sondern er hält die Spindelfiguren für Quer- bzw. Längsschnitte durch Vakuolen, die sich bei der Kernteilung sehr in die Länge strecken.

Die Zellplatte soll nach S t r a s b u r g e r (1898) aus „Kinoplasma" bestehen. Von den beiden Tochterkernen trennen sich die Verbindungsfäden, ziehen sich auf den Äquator zurück und werden dementsprechend dicker; dann nehmen sie an Zahl zu und zwar geschieht ihre Vermehrung allem Anschein nach durch Längsspaltung. Im Äquator schwellen die Verbindungsfäden an und verschmelzen seitlich miteinander. Es wird so eine Hautschicht gebildet, die sich weiterhin spaltet, wodurch die abschließenden Hautschichten an der Teilungsstelle für die beiden Schwesterzellen geschaffen werden. Eine Scheidewand aus Zellulose wird dann zwischen den beiden Tochterhautschichten abgeschieden; sie entsteht nicht durch Umwandlung einer mittleren Schicht der Zellplatte.

Andererseits vertritt P o s t m a (1909) den Standpunkt, daß die Zellplatte als eine in Bildung begriffene Zellwand anzusehen sei, die nicht durch Trennung der Mutterhautschicht und dazwischen stattfindende Ausscheidung der Zellwand sich bilde.

Auch in solchen Fällen, wo in einer Zelle die Kerne sich zunächst frei vermehren und später erst simultane Scheidewandbildung erfolgt (Vielzellbildung), vollzieht sich auch diese mit Hilfe des Phragmoplasten.

Während S t r a s b u r g e r der Ansicht ist, daß die Zellplatte ein Produkt der Tätigkeit der Kinoplasmafasern ist, wobei nur ein kleiner Teil Fasern zum Aufbau verbraucht wird, glaubt T i m b e r l a k e (1900), daß die Zellplatte durch Änderung der Form der Fasern aus diesen selbst hervorgegangen sei.

Bemerkenswert ist, daß im Endosperm von *Reseda odorata* durch S t r a s b u r g e r (1880) tripolare Spindelbildungen nachgewiesen wurden, die zur gleichzeitigen Entstehung von drei Tochterkernen Veranlassung gaben. Sicherlich dürften die tripolaren Spindeln mit der triploiden

Chromosomenzahl des Endosperms in Verbindung stehen. Im übrigen ist bekannt, daß gerade die Kerne des Endosperms zu allerlei Abnormitäten neigen. Auch Soltwedel (1881) beobachtete mehrpolige Spindeln, die eine Teilung des Mutterkerns in mehrere Tochterkerne bewirken im Endosperm von *Leucojum aestivum*, *Ornithogalum nutans* usw. Auf dies Verhalten wird bei der Endospermbildung noch zurückzukommen sein.

Von Němec (1900, 1901) wurden für das Plasma der meristematischen Zellen in der Nähe der Vegetationspunkte „Plasmafibrillen" beschrieben, die der Reizleitung dienen sollen. Nach Haberlandt (1901) sind diese Plasmafibrillen identisch mit den von anderen Forschern beschriebenen, längsfaserigen Strukturen strömenden Protoplasmas.

Im Plasma der pflanzlichen Sinnesorgane, in denen mechanische Reize geleitet werden, hätten sich die Fibrillen, wenn sie reizleitende Strukturen darstellen sollen, vorfinden müssen, doch konnte sie Haberlandt (1901) nicht entdecken.

Nach Mitteilungen von Koernicke (1904) war andererseits eine Anzahl in den zytologischen Untersuchungsmethoden sehr bewanderter Forscher nicht imstande, in ihren Präparaten Plasmafibrillen in der Ausbildung, wie sie Němec beschreibt und abbildet, zu erhalten, so daß die allgemeine Skepsis, die man diesen Bildungen gegenüber beobachten zu müssen glaubt, wohl berechtigt erscheint.

Es dürfte noch wichtig sein, einer besonderen Auffassung des Kernteilungsvorgangs und der Spindelbildung Erwähnung zu tun. Stomps (1923) führt aus, daß in der Telophase die Chromosomen, die zuerst dicht aneinander gepreßt liegen, durch anschwellende Vakuolen des Protoplasmas auseinander geschoben werden. Er schließt nun weiter, daß die Kernhöhle als ein Komplex von Vakuolen zustande kommt, und daß die Kernwand deshalb einen Tonoplasten darstelle. Das Verschwinden der Kernhöhle beim Übergang der Pro- in die Metaphase würde dann bedeuten, daß die Kernhöhlenvakuolen kleiner werden, wobei sie ihren Inhalt an die Vakuolen des Protoplasmas abgeben. Tatsächlich kann man immer während der Meta- und Anaphase einer Teilung beobachten, daß die Maschen des schaumigen Protoplasmas, das die Spindel umgibt, besonders groß sind, während sie in der Telophase wieder kleiner werden. Bedenkt man nun, daß das Sich-ausspinnen der Chromosomen in der Telophase zu einem Netzwerk und das Sich-wieder-Zusammenziehen derselben in der Prophase auch wieder nur lediglich die Folge der Tätigkeit von innerhalb der Chromosomen anwesenden Vakuolen sein kann, so können wir das Zustandekommen einer Kernteilung ansehen als auf dem Kleinerwerden der Vakuolen im Zellzentrum beruhend, nämlich erstens der Chromosomenvakuolen, wodurch die Chromosomen in ihrer typischen Form in Erscheinung gerufen werden, zweitens der Kernvakuolen, wodurch die Chromosomen in die Kernplatte zu liegen kommen, und drittens von einem Teile der Protoplasmavakuolen, wodurch die Spindel entsteht.

Da die Stützfasern offenbar aus einer Verbindung von zwei beim Übergang der Pro- in die Metaphase sich nähernden Fäden der beiden Polkappen bestehen und bei den Zugfasern merkwürdigerweise sich jedem Chromosom von jedem Pol ein Faden nähert, und der eine Faden auf der einen Längshälfte des Chromosoms, der andere auf der anderen Längshälfte angreift, so gibt dies Stomps Veranlassung, an der Richtigkeit der jetzt gültigen Auffassung zu zweifeln, nämlich, daß diese sogenannten Zug-

fasern Polkappenfäden wären, die auf die Chromosomen zuwachsen sollen, um sich daraufhin an ihnen zu befestigen; es scheint ihm vielmehr wahrscheinlich, daß die Zugfasern permanente Verbindungen zwischen den Chromosomen und dem allgemeinen Protoplasma der Zelle darstellen, die lediglich während des Ruhezustandes der Kerne nicht deutlich gesehen werden können.

Stomps schließt dann weiter, daß das Ende der Teilung in dem Anschwellen von all diesen Vakuolen besteht, wobei die Kernhöhlenvakuolen, die in der Prophase zuletzt kamen, jetzt vorangehen; mit anderen Worten, daß die Kernteilung eine Erscheinung ist, die man eine osmotische Erscheinung nennen könnte.

Die allotypischen Teilungen.

Während die typischen Kernteilungen dadurch gekennzeichnet sind, daß sich in der Prophase der Teilung die Mutterchromosomen längsspalten und jedem Tochterkern je eins der aus jedem Mutterchromosom stammenden Tochterchromosomen zugeteilt wird, so daß also die Anzahl der Chromosomen im Mutterkern und im Tochterkern gleich ist, wird durch die allotypischen Teilungen die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte verringert.

Diese Reduktion der Chromosomenzahl ist ein notwendiger Ausgleich, um die durch die Befruchtung verdoppelte Anzahl der Chromosomen wieder auf den normalen Stand zurückzuführen.

Die Reduktionsteilung ist das wichtigste und schwierigste Problem in der Zytologie; es ist daher erklärlich, daß eine außerordentlich große Anzahl von Arbeiten über dieses Thema veröffentlicht sind, doch sind die meisten älteren Arbeiten durch die neueren Veröffentlichungen so sehr überholt worden, daß es zwecklos wäre, auf sie, weil sie nur noch historisches Interesse bieten, näher einzugehen.

Es seien daher nur die Deutung der beiden allotypischen Teilungen als zweier Äquationsteilungen und die Deutung der Entstehung der Gemini näher beschrieben.

Im Jahre 1899 veröffentlichte Strasburger in Übereinstimmung mit den Ansichten von Guignard (1899) und Grégoire (1899) seine Untersuchungen über die heterotypische Kernteilung, wodurch die Annahme einer Reduktionsteilung abgelehnt wurde. Von allen drei Forschern wurde festgestellt, daß in den Pollenmutterzellen der Kernfaden vor seiner Segmentierung eine Längsspaltung erfahre und daß nach erfolgter Segmentierung, die nur die halbe Zahl von Chromosomen liefern sollte, in jeder Längshälfte der Chromosomen sich die Längsspaltung wiederholte. Die Produkte der ersten Längsspaltung, die sich alsbald voneinander trennen, träten, zu Paaren vereinigt, in die Bildung der Kernplatte ein. Dann wichen sie nach den Polen der Kernspindel auseinander, wobei ihre beiden Längshälften sich mehr oder weniger stark sondern, und so auch zur Bildung solcher Doppelsterne Veranlassung geben können, wie sie früheren Forschern bei Anlage der Tochterkerne auffielen. In den Teilungsprophasen der Tochterkerne stellen sich die Längshälften jedes Tochterchromosoms in Paaren wieder ein und gelangen als solche in die Kernspindel. Eine neue Längsspaltung wird nicht ausgeführt, vielmehr die in den Prophasen des

ersten Teilungsschrittes schon vorbereitete für die Bildung der Paare verwertet. Darauf folge die Verteilung der Chromosomen auf die Enkelkerne. Das Ergebnis dieser Untersuchungen war also dahin zusammenzufassen, daß bei den in Betracht kommenden Vorgängen, trotz ihrer Eigenart, nur Äquationsteilungen sich vollziehen. Eine Trennung ganzer Chromosomen gelang es nicht nachzuweisen; die Reduktion ihrer Zahl erschien nur als Folge der Segmentierung des Kernfadens in die halbe Chromosomenzahl.

Neuere Anschauungen über Vererbungserscheinungen, Chromosomenindividualität usw. ließen aber auf die Dauer die Erklärung von reinen Äquationsteilungen nicht zu. Strasburger (1904) trat daher mit neuen Angaben über eine wirkliche Reduktionsteilung hervor; wenn auch die Schlußfolgerungen nach unseren heutigen Anschauungen richtig waren, so führte doch ein Beobachtungsfehler auf die frühere Vorstellung einer Entstehung der Doppelstäbchen des ersten Teilungsschrittes durch Faltung zurück.

Erst nachdem man zoologischerseits für eine Zusammenfügung ganzer Chromosomen, die sich dann in der Reduktionsteilung wieder trennen, eingetreten war, fand dieser Standpunkt auch in der Botanik Anhänger.

Zuerst traten hierfür ein Grégoire (1904) und Berghs (1904), weitere Bestätigungen erfolgten durch Allen (1905) und Rosenberg (1905) sowie durch Strasburger und seine Schule (1905). Daß selbst über die Hauptprobleme der Synapsis und Reduktionsteilung noch keine Einigung erzielt ist, zeigen die dauernd erscheinenden Publikationen über dieses Gebiet, die meistens zu entgegengesetzten Schlüssen führen.

Die Synapsis.

Wenn der Kern der Mikro- oder Makrosporenmutterzelle seine Entwicklung anfängt, sammeln sich die Chromatinkörner, die von Strasburger (1905) als „Pangenosomen“ (= Gruppen von „Pangenen“) bezeichnet werden um einzelne Zentren („Gamozentren“), die in ungefähr gleicher Zahl auftreten, wie es Chromosomenpaare gibt. Diese Ansammlungen können oft eine mehr oder minder deutlich hervortretende paarige Zusammensetzung aufweisen. Durch Verschmelzung entstehen dann größere Chromatinkörner, die Strasburger Gamosomen nennt. Diese erscheinen auch zu Paaren angeordnet. Die Gamosomen werden durch parallele Lininfäden vereinigt und geben auf dieselben ihre chromatische Substanz ab. Strasburger nimmt an, daß diese Gamosomen kopulieren. Die dabei eintretende gegenseitige Beeinflussung soll darin bestehen, daß die Pangene eine bestimmte Orientierung erfahren, so daß sie bei der darauf folgenden Streckung der Gamosomen eine übereinstimmende Aufeinanderfolge erhalten. Lagerberg (1906) nimmt für *Adoxa* keine Verschmelzung der einzelnen Gamosomen an.

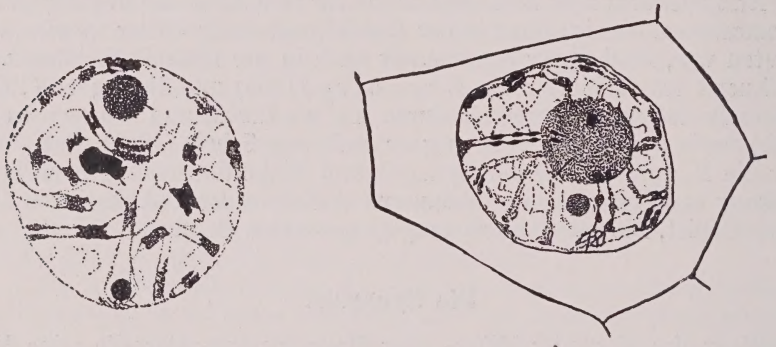
Gegen die Gamosomentheorie traten Grégoire (1907) und Mottier (1907) auf. Grégoire kommt durch seine Nachuntersuchung einiger schon von Miyake (1905) untersuchten Pflanzen zu dem Ergebnis, daß Gamosomen, wie sie Miyake und Strasburger gesehen haben, nicht existieren. Eine Erklärung seiner abweichenden Auffassung sucht er so zu formulieren: Miyake hat seine Hämotoxylinpräparate bei der Differenzierung allzu stark entfärbt, und dadurch sind mehr oder weniger gut abgegrenzte Chromatinanhäufungen in einem ungefärbten Gerüstwerk

verteilt zum Vorschein gekommen, sie stellen in Wirklichkeit aber nur die Knotenpunkte der sich kreuzenden Chromatinfäden dar.

Mottier (1907) konnte bei denselben Pflanzen, bei denen Overton (1905) und Miyake (1905) Gamosomen beschreiben, nur Chromatinklumpen sehen, deren Zahl jedoch nicht mit der Chromosomenzahl der betreffenden Pflanze übereinstimmte.

Es folgt jetzt das wichtige Stadium der Synapsis.

Der Ausdruck Synapsis bedeutet Verklumpung und ist von dem eigenartigen Bild dieses Stadiums entnommen, in dem die sämtlichen Bestandteile des Kerns einer Seite der Kernwand zu einem Klumpen angelagert sind. Man nahm auf Grund dieses eigenartigen Aussehens früher allgemein an, daß es sich hier um ein durch die Fixierung geschaffenes Kunstprodukt handele, bis neuere Untersuchungen sowohl das konstante Auftreten dieser Bildungen als auch ihre enorme Wichtigkeit für die ganze Reduktions-



a b

Abb. 20. a *Thalictrum purpurascens.* Kern einer Pollenmutterzelle. Chromozentren in Paaren, Beginn der „Ausziehung zu Lininfäden".
b *Calycanthus floridus.* Pollenmutterzelle. Das Chromatin ist nicht ganz in Chromozentren lokalisiert, sondern zum Teil auf den Fäden ausgezogen.
(Nach J. B. Overton.)

teilung klarlegten. Zudem gelang es auch, das Stadium der Synapsis im Leben zu beobachten (Sargant 1897), so daß es sich in keiner Weise um ein Kunstprodukt handelt. Eine bisher alleinstehende Ansicht über das Wesen der Synapsis gibt Lawson (1911). Er glaubt, daß durch das intensive Wachstum des Kerns im Synapsisstadium die Kernhöhle zum größten Teile zu einer Kernsaftvakuole wird, wodurch das Chromatin mechanisch an die Seite gedrängt wird und daß infolgedessen später das Stadium der „Kontraktion" nichts mit der Reduktion der Chromosomen zu tun habe.

In die Synapsis treten zwei parallele Fadensysteme hinein, um während der immer fortschreitenden Zusammenballung zu verschmelzen. Aus der Verschmelzung dieser Fadenpaare gehen dickere, scheinbar einfache Fäden hervor, die einen Knäuel bilden. Nach einiger Zeit findet eine Längsspaltung in diesem Knäuel statt, und zwar ist diese Längsspaltung als eine Wiedertrennung der zwei früher verschmolzenen Fäden anzusehen. Dann segmentiert sich der Knäuel in soviel Abschnitte, wie der reduzierten Chromosomenzahl entsprechen. Jedes Stück stellt ein Chromosomenpaar dar,

dessen Glieder wahrscheinlich von einem mütterlichen und väterlichen Chromosom stammen.

Von Chipman (1925) wird jedoch besonders darauf hingewiesen, daß eine solche „Verschmelzung" nur das Produkt einer schlechten Fixierung sei.

Die Längshälften eines jeden Doppelchromosoms trennen sich sofort voneinander, entgegen dem Verhalten jener Längshälften, die bei typischer Kernteilung aus der wirklichen Längsspaltung der Chromosomen hervorgehen. Nach ihrer Trennung bleiben aber die zu je einem Paare gehörenden Chromosomen in gegenseitiger Berührung, wobei sie diese oder jene Figur miteinander bilden, oft sich auch umwinden. Auf diesem Zustand läßt sich jene Längsspaltung in den Chromosomen nachweisen, die man seinerzeit als zweite Längsspaltung gedeutet hat. Sie wurde zuerst 1896 von Sargant wahrgenommen. Diese Spaltung, die eine wirkliche Längsspaltung, und zwar nach der nunmehrigen Auffassung die erste, ist, führt nicht zur Trennung der Spaltungshälften, sie pflegt sogar zeitweise fast unkenntlich zu werden. In manchen Fällen, so bei *Galtonia* und *Tradescantia*, weichen die beiden zu einem Paar gehörenden Chromosomen soweit auseinander, daß sie sich nur noch mit einem Ende berühren. Die so auseinandergelegten Paare vereinigen sich ihrerseits an den Enden und bilden mehr oder weniger fortlaufende Ketten. In den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* hält solche Kettenbildung bis zur Kernplattenbildung an. Für gewöhnlich verteilen sich aber die Paare, nachdem sie einen bestimmten Grad der Verkürzung und Verdickung erlangt haben, an der Kernwandung, wodurch das für die heterotypische Teilung bezeichnende Stadium der **Diakinese** zustande kommt. In den besonderen Fällen, wo Kettenbildung vorliegt, suchen sie eben aneinander die Stütze, die sie sonst an der Kernwandung finden. Das Kernkörperchen ist im Synapsisstadium manchmal sichelförmig abgeplattet und liegt der Kernwand an.

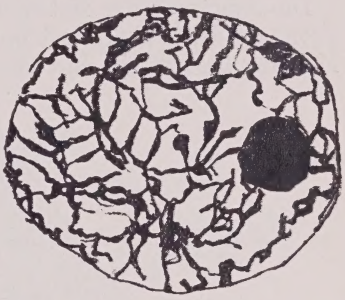


Abb. 21. *Allium fistulosum.* Leptonema. (Nach Grégoire.)

Abb. 22. *Trollius europaeus.* Leptonema, trotzdem ist die Chromosomenreduktion schon vollzogen. Man achte auf die parallel zusammengelagerten Paare. (Nach Lundegårdh.)

Für die während der heterotypischen Teilung einander folgenden Phasen sind von den Autoren noch verschiedene weitere Termini vorgeschlagen worden, von welchen die Grégoire schen hier noch angeführt sein mögen. Die dünnen Fäden, welche beim Beginn der Prophase sichtbar werden, nennt Grégoire **Leptonema-,** ihre Verschmelzung bildet das **Zygonema-**Stadium. Der dicke Faden bildet das **Pachynema-,** die bald folgende Wiedertrennung das **Strepsinema-**Stadium.

Über den Zeitpunkt, wann und wie sich die Chromosomen bei der Synapsis zu Paaren aneinanderlegen oder auch vorübergehend zu einheitlichen Gebilden vereinigen, sind die Ansichten noch geteilt. Meist scheinen sich die Chromosomen dabei paarweise nebeneinanderzulegen, was man als **Parasyndese** bezeichnet, von anderen Autoren wird dagegen angegeben, daß sich die Chromosomen mit ihren Enden vereinigen, was **Metasyndese** oder **Telosyndese** genannt wird. Die Parasyndese wird auch als **Junktionstheorie,** die Metasyndese als **Faltungstheorie** bezeichnet. Ebenso verwendet man nach G a t e s die Ausdrücke **Parasynapsis** und **Telosynapsis.**

Die Anhänger der Metasyndese betrachten die doppelten Fäden in der Prophase der Reduktionsteilung als Folge einer Längsspaltung. Nach ihrer Meinung besteht ein durchlaufender Kernfaden, in dem die Chromosomen

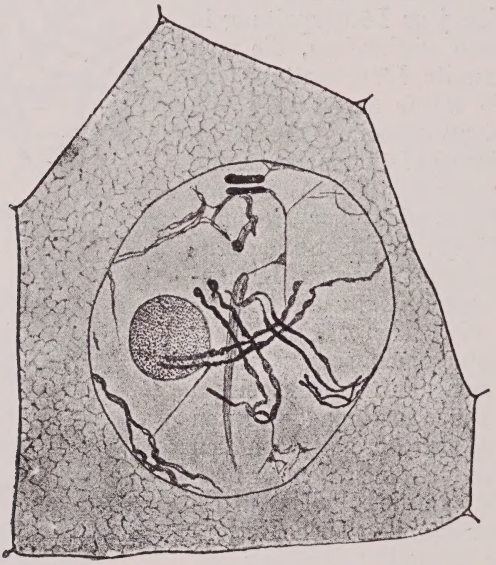


Abb. 23. *Trollius europaeus.* Ein Teil des Fadenwerks kurz vor der Synapsis. (Nach L u n d e g å r d h.)

hintereinander gereiht sind. Aus dem Synapsisknäuel kämen Schleifen zum Vorschein, die aus zwei Schenkeln bestehen. Jeder dieser beiden Schenkel entspreche einem Chromosom. Diese Schenkel sollen sich aneinanderlegen, und an ihrem Vereinigungspunkt soll später eine Querdurchschnürung erfolgen.

In der heterotypischen Teilung nehmen die Telosyndetiker ebenfalls eine Trennung der ganzen Chromosomen an, während in der homoeotypischen Teilung die bereits in der Prophase der heterotypischen Teilung sichtbare Längsteilung der Einzelchromosomen durchgeführt wird. Die Parasyndetiker nehmen also an, daß sich die homologen Chromosomen p a r a l l e l ordnen, so daß die homologen Chromomeren einander gegenüberliegen, während die Telosyndetiker glauben, daß sich die Chromosomen m i t d e n E n d e n vereinigen, und zwar immer der positive Pol mit dem negativen, wenn wir diesen Ausdruck gebrauchen wollen; bei der Faltung würden dann auch die Chromosomen einander gegenüberliegen.

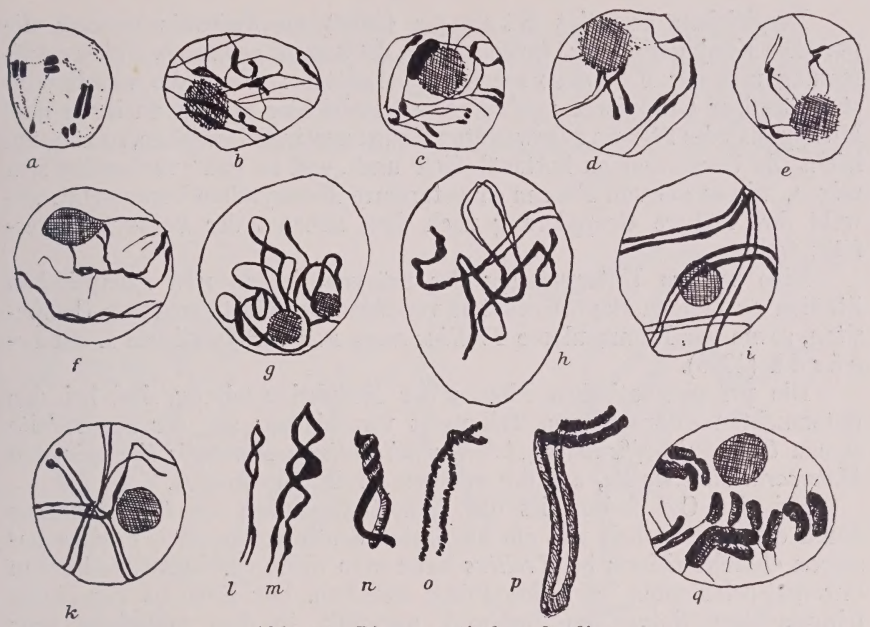


Abb. 24. Die synaptischen Stadien.
a—f *Calendula officinalis.* g *Achillea millefolium.* h—q *Trollius europaeus.* a Pollenmutterzellkern mit paarigen Prochromosomen, Lockerung des Liningerüstes und Aussonderung von Lininfäden zwischen den Gamosomenpaaren. b frühes, scheinbares Verschmelzen der Gamosomen. c, d die Gamosomenpaare sind miteinander oder mit der Kernmembran mittels feiner Lininfäden verbunden und haben eben begonnen, ihre Substanz längs denselben zu verteilen. e Stadium der Gamomitenbildung. f die Gamomiten sind fertiggestellt und haben eben zu verschmelzen begonnen. g synaptischer Spiremknäuel. h beginnende Längsspaltung und Quersegmentierung des Kernfadens. i Strepsinemastadium mit den schon beträchtlich verkürzten Doppelchromosomen. k „Second contraction"-Stadium mit schon segmentierten Doppelchromosomenschlingen. l—p verschiedene Formen der Doppelchromosomen im Strepsinema. q Diakinese.
(Nach Lundegårdh 1909.)

Rosenberg (1907) tritt für die Gamosomentheorie Strasburgers auf Grund seiner Untersuchungen an *Hieracium venosum* und *Hieracium auricula* ein. Er fand die Gamosomen in der diploiden Chromosomenzahl vor und konnte sehr deutlich die Paarung der Gamosomen sehen, was seiner Ansicht nach gegen die Deutung Grégoires spricht, daß diese Gebilde nur als Knotenpunkte der sich kreuzenden Chromatinfäden anzusehen seien. Die Zahl der Gamosomen in der Synapsis beträgt gerade die Hälfte der früheren Zahl.

Auch Sykes (1908) stimmt der Gamosomentheorie Strasburgers sowie der Junktionstheorie in der Chromosomenbildung zu. Die Zahl der Chromatinknoten war wesentlich höher als die der somatischen Chromosomen. Eine Verschmelzung der Gamosomen wurde nicht beobachtet.

Abb. 25. *Crepis virens.* Pachynema, bei + die freien Enden eines Chromosoms. (Nach Rosenberg.)

Desgleichen bestätigt Stomps (1910) an *Spinacia oleracea* die parallele Konjugation der Chromosomen, doch sucht er zwischen dieser Auffassung und der Farmerschen zu vermitteln: Wenn die von ihm in sternförmiger Gruppierung gefundenen Gemini hier und da an ihren dem Mittelpunkt des Sternes zugewandten Enden auseinanderwichen, so könnten leicht die Chromosomen kettenähnlich und „end to end" verbunden sich zeigen, wie es die von Farmer geforderte Metasyndese voraussetzt, obwohl ihre frühere Gruppierung nach dem Schema der Parasyndese erfolgt war.

Eine weitere Untersuchung der präsynaptischen und synaptischen Stadien an einigen Repräsentanten verschiedener Gattungen der Compositen, sowie der Ranunculacee *Trollius europaeus* veröffentlichte Lundegårdh (1909).

Die präspirematischen Phasen der Reduktionsteilung sind bei den untersuchten Pflanzen zum Teil recht verschieden: auf der einen Seite stehen *Calendula officinalis*, *Achillea millefolium*, *Anthemis tinctoria* und *Matricaria chamomilla*, auf der anderen *Trollius europaeus*.

Bei den Compositen ist das Ruhestadium der Gonotokontenkerne durch die Anwesenheit von am häufigsten deutlich gepaarten Prochromosomen charakterisiert; bei *Trollius* kann man nicht von individualisierten Chromatinelementen im Ruhestadium sprechen. Der Kern ist von einem feinmaschigen lininartigen Netzwerk angefüllt, in dem zahlreiche, sehr kleine Chromatinkörner gleichmäßig verteilt liegen.

Wenn der Kern der Compositen in die Präsynapsis tritt, nähern sich die schon gepaarten Gamosomen gegenseitig noch mehr, das Lininnetz lockert sich, und es differenzieren sich zarte Fäden zwischen den Gamosomen oder zwischen letzteren und der Kernmembran. Die Gamosomen verteilen ihre Substanz längs den Fäden, die also ebenfalls gepaart sind, d. h. die Gamosomen werden zu Gamomiten. Letztere kopulieren und bilden das ungeteilte Spirem.

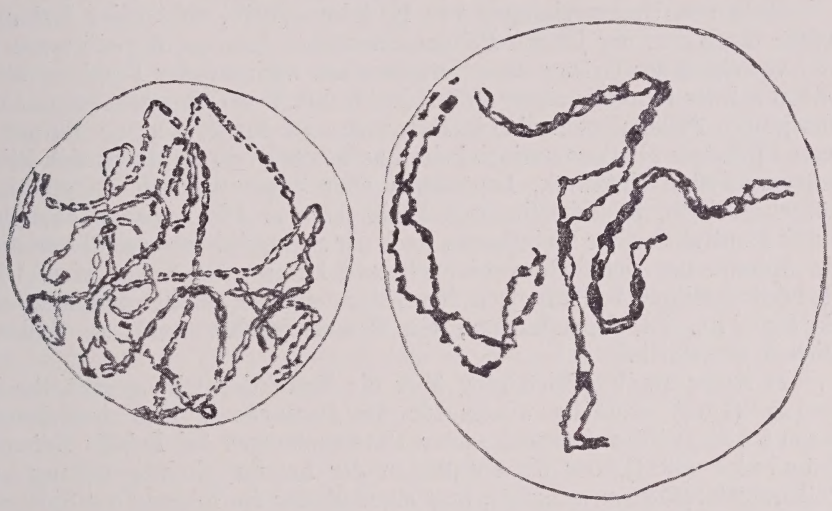
Bei *Trollius* ziehen sich die Chromatinkörner, sobald die Prophase beginnt, zu größeren Klümpchen zusammen, welche die Tendenz zur Paarung besitzen (Gamosomen). Die Anzahl dieser Klümpchen ist anfänglich größer als die der Chromosomen, die 24 beträgt. Zugleich differenzieren sich im Lininnetze zarte Fäden; dieselben sind meistens gepaart und entweder chromatinfrei oder gamosomentragend. Die Lininfadenpaare haben wahrscheinlich die Funktion von Chromatinsammlern und sind wahrscheinlich ebenso zahlreich wie die Chromosomenpaare der Diakinese. An diesen Fadenpaaren sammeln sich die zahlreichen Gamosomen oder Gamosomenpaare, so daß jedes Fadenpaar mehrere Gamosomenpaare trägt. Dann verteilt sich die Substanz der Gamosomen gleichmäßig auf die Fäden, die dann zum Spirem verschmelzen.

Es unterscheidet sich hier also nur die früheste Prophase von der bei *Calendula*. Sobald die kleinen Gamosomen mittels der Lininfadenpaare in das Gamomitenstadium übergegangen sind, verläuft der Rest der Reduktionsteilung wie bei den Compositen.

Das Spirem sämtlicher Arten spaltet und segmentiert sich, die Doppelchromosomen verkürzen und verdicken sich und treten in die Diakinese.

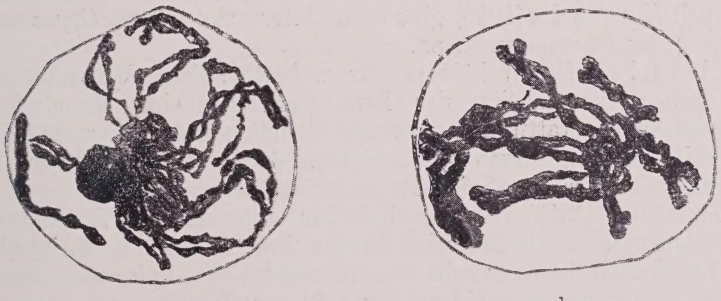
Tischler (1910) sah in den Mutterkernen der definitiven Archespornuclei von *Musa*pollen deutlich markierte Prochromosomen, während

sie in den Archesporkernen selbst für eine gewisse Zeit nicht zu finden sind. Daß sie aber erhalten bleiben, geht aus der Möglichkeit ihrer färberischen Darstellung in der Synapsisphase hervor. Tischler tritt für eine Kopulation der Prochromosomen während der synaptischen Kontraktion der Leptonemafäden ein und hält die im Strepsinemastadium zu beobachtende



a b

Abb. 26. *Lilium speciosum.*
a fortschreitende Längsspaltung des Pachynema. b einzelne Chromosomen im „Strepsinema"-Stadium. (Nach Grégoire.)



a b

Abb. 27. *Lilium speciosum.*
Weitgehende Konzentrierung und Verkürzung der „Doppelchromosomen". (Nach Grégoire.)

erste Längsspaltung für eine echte Längsspaltung, da er an eine völlige Fusion der beiderlei chromatischen Systeme glaubt.

Im Strepsinemastadium erscheinen oft charakteristische Kernbilder, die von anderen Forschern zu einem besonderen Stadium, der „second contraction", gebracht worden sind, aber bei diesen Pflanzen nichts mit der inneren Entwicklungsweise der Chromosomen zu tun haben, sondern aus der Lage zu erklären sind, welche die Doppelchromosomenschlingen ganz passiv in der Kernhöhlung einnehmen, sobald sie sich verkürzen und ver-

dicken; sie sind als eine prinzipiell bedeutungslose Begleiterscheinung des Strepsinemastadiums zu betrachten.

Die synaptische Zusammenballung ist als eine zum Teil natürliche Erscheinung zu betrachten, die schon im Gamosomenstadium beginnt und in der Kopulationsperiode ihren Höhepunkt erreicht.

Nach den Untersuchungen von Elkins (1914) an *Smilax herbacea* haben die Kerne der jungen Pollenmutterzellen mehrere Kernkörperchen von verschiedener Größe; diese verschmelzen während der Prophase und bilden bei der Synapsis einen großen Nukleolus. Das Chromatin kommt in den jungen Pollenmutterzellen in Körnchen oder Aggregaten von Chromomeren (letztere als Chromatineinheiten aufgefaßt) vor. Es findet sich kein präsynaptisches Netzwerk, Leptonema oder Zygonema; die Chromatinkörnchen liegen in unbestimmten Lininmaschen. Die Synapsis entsteht durch Kontraktion der Lininfasern. Nach der Synapsis bildet das Chromatin ein Spirem, das sich bald verdoppelt und kürzer und dicker wird. Die Reduktionsteilung verläuft nach dem heterohomoeotypischen Schema von Grégoire. Die Bemühungen, ein Geschlechtschromosom zu finden, blieben vergeblich.

In seiner zweiten Mitteilung über die Reduktionsteilung tritt Grégoire (1910) ebenfalls wieder für die Parasyndese ein; desgleichen Armand (1913) auf Grund seiner Untersuchungen bei *Lobelia Erinus*. Bönicke (1911), der die Prophasen der heterotypischen Teilung an Pollenmutterzellen untersuchte, tritt ebenfalls für die Bildung des Spiremfadens durch Verschmelzung von paarigen Fäden ein. Betreffs der Unterscheidung von Chromatin und Linin in den präsynaptischen und synaptischen Phasen ist er der Ansicht, daß die einen der untersuchten Pollenmutterzellen chromatinreicher sind als die anderen, so daß sich infolgedessen bei den letzteren Chromatin und Linin überhaupt nicht unterscheiden lasse.

Auch Kuwada (1910) gibt nach Untersuchungen an *Oryza* parallele Lagerung der Chromosomen an.

Tischler (1910) hält es für wahrscheinlich, daß während der synaptischen Kontraktion der Leptonemafäden eine Kopulation der Prochromosomen stattfindet, die er als Grundlage der Zahlenreduktion ansieht. Die im Strepsinema beobachtete „Längsspaltung“ faßt er als eine echte und nicht als eine Scheinlängsspaltung auf.

Lawson (1912) tritt ebenfalls für eine parallele Vereinigung der Chromosomen ein. Als Material dienten ihm *Smilacina*, *Kniphofia* und *Aloë*. Im übrigen findet er kein zusammenhängendes Spirem, sondern stets einzelne Fäden, die anscheinend der Zahl der Chromosomen entsprechen. Diese Fäden zeigen in der Prophase Längsspaltung, die der normalen vegetativen Längsspaltung homolog ist, später bei der Verdickung der Fäden ist die Längsspaltung nicht mehr zu erkennen.

Die parallele Lagerung der Chromosomen kann im weiteren Verlauf der Diakinese manche Abweichungen erfahren, worauf z. B. Miyake (1906) aufmerksam gemacht hat: Bei *Lilium* liegen die beiden Glieder der Doppelchromosomen meistens dicht nebeneinander, und es erfolgt gewöhnlich keine Ring- oder Ellipsenbildung während der Diakinese. Bei *Iris* rücken die beiden Hälften der Doppelchromosomen ziemlich weit auseinander, aber sie bleiben gewöhnlich an einem Ende in Verbindung, wodurch U- oder V-förmige Bilder entstehen. Oft kommen die beiden Enden zusammen, und dann erhält man Ringe oder Ellipsen. Die langen Chromosomen von *Funkia*

verhalten sich ähnlich wie die von *Lilium*, während die kleinen Chromosomen gewisse Übereinstimmungen mit denen von *Iris* zeigen. Bei *Galtonia* wird die Sache kompliziert durch die Verkettung. Kurz nach der Segmentierung findet man die Doppelchromosomen verhältnismäßig dünn und lang, wie bei anderen Pflanzen, die Hälften jedes Doppelchromosoms dicht nebeneinanderliegend. Bald tritt Verdickung und Verkürzung ein, und es rücken die einzelnen Fäden der Doppelchromosomen mehr oder weniger auseinander. Dann scheinen sich die beiden Chromosomen des Paares, welche meistens schon an einem Ende miteinander verklebt sind, an ihren freien Enden mit anderen Chromosomenpaaren zu verbinden. Dadurch entstehen die kettenartigen Bilder. Nicht alle Chromosomen brauchen zu einer Kette zu verkleben, sondern man sieht oft einige Chromosomenpaare ganz getrennt im Kernraum liegen. Bei *Tradescantia* kompliziert sich der Vorgang durch längeres Andauern des Verkettungsstadiums.

Von großer Bedeutung sind auch die Ausführungen Lagerbergs (1909). Dieser Autor glaubte auch zuerst für den Umbiegungsvorgang sprechende Befunde bei *Adoxa* erhalten zu haben, wurde sich aber später völlig klar, daß die Doppelchromosomen bei dieser Pflanze nicht durch Zusammenlegung einfacher Fäden, sondern durch Spaltung und Segmentierung eines zuvor anscheinend einheitlichen Spirems entstehen. Er weist besonders darauf hin, daß die Meinungsverschiedenheiten bei der Untersuchung des gleichen Objekts ein gutes Licht auf die Größe der Schwierigkeit, auf dem Gebiete des Reduktionsteilungsproblems endgültige Ergebnisse zu erlangen, werfen und dies eben deshalb, weil die Bilder, die in den Präparaten zum Vorschein kommen, des öfteren der subjektiven Anschauung einen zu großen Spielraum geben. Es dürfte daher angezeigt sein, den Vorgang der Reduktionsteilung auf Grund der Untersuchungen dieses hervorragenden Forschers zu schildern:

In sehr jungen Embryosackmutterzellen von *Adoxa* scheint die chromatische Substanz sehr gering zu sein und von der vegetativer Kerne verschieden. Es treten sehr feine, hauptsächlich an der Kernmembran haftende Körner auf, und von einem Lininnetz ist nichts zu sehen. Die unregelmäßigen Körneransammlungen verschmelzen und bilden größere Körper, die unter sich durch feinere Fadenzüge verbunden sind. An mehreren Stellen finden sich jedoch immer noch isolierte Chromatinkörner. In der somit entstehenden netzartigen Struktur gelang es nicht, Chromatin und Linin als gesonderte Substanzen auseinander zu halten, ein chromatischer Bestandteil wurde niemals in den Kernen angetroffen, alle Teile waren deutlich färbbar. Die dickeren und daher dunkler gefärbten Knoten sind gegen die Fäden nicht scharf abgegrenzt, sondern die Farbe zeigt stets eine allmähliche Abstufung. Durch die sehr zahlreichen Anastomosen und seine Ungleichförmigkeit macht das ganze Fadensystem einen Eindruck von völliger Planlosigkeit. Das Aussehen verändert sich indessen bald. In dem Maße, als die Fäden glätter werden, nehmen sie an Dicke zu, ihre Richtung wird bestimmter und das Tinktionsvermögen größer. An gewissen Punkten treten deutliche Anschwellungen auf, die mehr Farbe aufspeichern und daher undurchsichtiger werden. Diese Körper können nach der Strasburgerschen Terminologie als Gamosomen bezeichnet werden, ein Name, der sich mit dem Prochromosomenbegriff völlig deckt. Indessen fällt die Ähnlichkeit zwischen diesen Gamosomen und den Prochromosomen vegetativer Kerne nicht besonders auf. Der Anlaß zu ihrer Entstehung ist

ja auch in diesem Falle ein anderer, und vielleicht ist dies die Ursache, daß sie in verschiedenartiger Weise zum Vorschein kommen. Die Anzahl der Körperchen in den präsynaptischen Kernen von *Adoxa* läßt sich nicht genau feststellen.

Die meisten dieser Chromatinkörper zeigen eine auffällig paarige Anordnung. Es kommt jedoch keine gleichförmige Ausbildung sämtlicher Paare vor, was aus Abb. 28 hervorgeht. Unter sich aber sind die Paarlinge sehr ähnlich. Der spätere Parallelverlauf von Fäden ist in ihrer ersten Entstehung durch die paarige Annäherung der Prochromosomen gegeben, und von diesen ausgehend bildet sich allmählich die Struktur immer deutlicher aus. Die Prochromosomen dürften somit hier die Aufgabe haben, eine Art Zentren für die Entwirrung des unregelmäßigen Chromatinnetzes darzustellen.

Zuerst sieht man kürzere oder längere parallele Fadenzüge ausgebildet. Kurz nachher sind die Anastomosen größtenteils eingezogen, und die Pro-

Abb. 28. *Adoxa moschatellina.* Leptonema, beginnende, aber noch lange nicht durchgeführte Annäherung der Fadenzüge. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

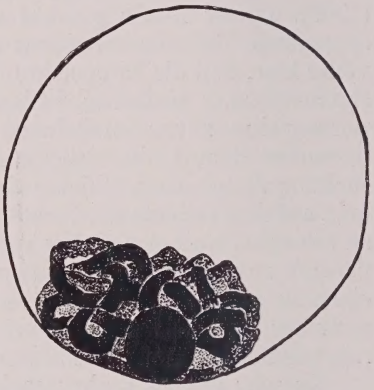


Abb. 29. *Adoxa moschatellina.* Höhepunkt der Synapsis. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

chromosomen zeichnen sich nicht mehr gegen die Fadenschlingen ab. Zugleich erfährt der gesamte Kerninhalt eine einseitige Lagerung. Die Fäden sind zu dieser Zeit in ihrer ganzen Ausdehnung stärker färbbar. Das Stadium der Synapsis des Kerns gewährt meistens keinen klaren Einblick in den Verlauf der einzelnen Fäden; faßt man aber diejenigen ins Auge, die im Kernraum frei verlaufen, kann man oft beobachten, wie sich je zwei einander genähert haben, und zwar oft so, daß sie sich locker umeinander schlingen. Es entsteht somit gewissermaßen eine Art präsynaptisches Strepsinema, das manchmal dem postsynaptischen recht ähnlich ist. Eine Verwechslung dieser beiden Stadien läßt sich indessen leicht dadurch vermeiden, daß man in ersterem immer ein dichtgewundenes Fadenknäuel findet, von dem die Schlingen ausgehen, was selbstverständlich in dem letzteren nie der Fall ist. Gerade wegen ihrer Ähnlichkeit müssen aber diese Stadien streng auseinandergehalten werden. Der feinere Bau der Fäden zeigt bisweilen abwechselnde dicke und dünne Partien, von denen die ersteren dunkler gefärbt hervortreten und wohl solche Fadenteile darstellen, für welche Strasburger die von Weißmann eingeführte

Benennung **Iden** vorgeschlagen hat. An parallel verlaufenden Fäden sind diese Körper deutlich einander gegenübergelagert.

In späteren Synapsisstadien tritt die Parallelität im Fadensystem deutlicher hervor. An einzelnen Stellen sieht man schließlich auch dicke Fadenzüge, die ihre auf Zusammenschmelzung von zwei dünneren Fäden beruhende Entstehung verraten. Ehe noch sämtliche Schlingen mit hineingezogen sind, zeigen sich die frei verlaufenden dicken Fäden auffällig moniliform: stark geschwollene, fast rechteckige Partien wechseln mit kürzeren und schmäleren ab. In seiner ganzen Ausdehnung wird ohnedies dieser Faden von einer hellen Längslinie durchzogen, und an abgeschnittenen Enden ist unschwer zu beobachten, daß er aus zwei Komponenten gebildet ist.

Der Höhepunkt der synaptischen Phase ist ein Stadium, wie es Abb. 29 abbildet. Der Faden ist hier auffällig dick und allem Anschein nach einheitlich, obgleich bedeutend stärker zusammengeballt als zuvor. Diese Zusammenballung geht bisweilen so weit, daß man die einzelnen Fadenzüge auch bei länger andauernder Differenzierung der Färbung nicht verfolgen kann. Obgleich zu dieser Zeit mehrere Nukleolen auftreten können (zwei bis drei), dürften sie jedoch in den meisten Fällen nur einzeln vorkommen und liegen dann frei im Kernlumen, wie aus Abb. 30 hervorgeht, oder sind direkt auf der synaptischen Fadenmasse gelagert (Abb. 29). Dies letztgenannte Stadium läßt sich als die letzte Periode einer früheren Abteilung in der Entwicklungsgeschichte des Kerns auffassen. Es tritt nämlich allem Anschein nach mit demselben eine kurze Ruhe ein, denn zu einem gewissen Zeitpunkt begegnet man mehrere Tage hindurch in den Präparaten fast ausschließlich solchen dichten Fadenknäueln.

Abb. 30. *Adoxa moschatellina.* Auflockerung des Fadenwerks; ein kontinuierliches Pachynema. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

Dem Begriff Synapsis ist im vorhergehenden von Lagerberg ein weiterer Umfang zugemessen, als er ursprünglich von Moore (1896) gedacht war, der diesen Begriff in die Literatur einführte.

Dies haben die Autoren auch im allgemeinen getan, und eine neue Terminologie für das dichte Kontraktionsstadium des Chromatins aufzustellen, wie dies von McClung (1905) und Schaffner (1907) versucht worden ist, scheint wohl unnötig zu sein. Grégoire (1907) zieht indessen vor, kein synaptisches Kernstadium auszuscheiden eben deshalb, weil dasselbe für sich von keiner fundamentalen Bedeutung ist; die Kontraktion des Chromatins ist in der Tat auf mehrere Stadien verteilt und läßt sich sowohl während der Leptonema- als Zygonema- und Pachynemaphase antreffen. Von diesen dürften wohl vor allem die beiden ersteren die präsynaptischen Vorgänge umfassen, und das Pachynema fängt mit solchen Stadien an, wie sie in den Abb. 30 und 31 abgebildet sind. In dem Pachynema selbst lassen

sich nach Grégoire (1907) zwei Abteilungen auseinanderhalten: ein dickes zusammengeballtes Spirem (spirème épais contracté) und ein dickes aufgelockertes Spirem (spirème épais déroullé). Die Beobachtungen an *Adoxa* sprechen auch dafür, daß eine derartige Unterscheidung angemessen ist. Wenn man das in Abb. 30 abgebildete dichte Pachynema zur Synapsis rechnet, so ist andererseits völlig klar, daß dasselbe für die gesamte postsynaptische Entwicklung den Ausgangspunkt bildet. Diese gibt sich zuerst dadurch zu erkennen, daß die Kompaktheit des Fadenknäuels abnimmt (Abb. 31); die Schlingen lösen sich, und man kann allmählich von neuem einen Einblick in die Ausbildung des Chromatinfadens erhalten. Wenn die Schnitte eine hinlängliche Dicke haben, und der Fadenknäuel somit nicht vom Messer getroffen worden ist, wird man vergebens nach freien Enden in dieser Fadenmasse suchen, und Lagerberg ist daher der Überzeugung, daß man es in diesem Falle zweifellos mit einem ununterbrochenen, kontinuierlichen Spirem zu tun hat.

Abb. 31. *Adoxa moschatellina.* Pachynema, das den ganzen Kernraum ausfüllt. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

Der Bau des Fadens ist zu dieser Zeit entschieden, jedoch, wie es scheint, nicht besonders regelmäßig kettenförmig. Dadurch werden, wie schon hervorgehoben ist, allem Anschein nach auch seine abwechselnd dunkleren und helleren Partien bedingt und zwar dadurch, daß die ersteren mehr Farbe aufspeichern können, so daß sie dunkler erscheinen. Von dieser Ungleichmäßigkeit abgesehen macht der Faden einen völlig einheitlichen Eindruck, und die beiden Komponenten, aus denen er sich einst zusammensetzte, können auch bei sorgfältiger Differenzierung der Färbung nicht mehr auseinandergehalten werden.

Die Entwirrung des dichten Pachynemas fährt ununterbrochen weiter fort, so daß bisweilen der ganze Kernraum sich mit einem gleichförmig verteilten Spirem ausfüllt, ehe noch Veränderungen im Bau des Fadens wahrzunehmen sind. Eine „second synapsis" oder „second contraction" konnte Lagerberg nicht in allen Kernen feststellen. Lagerberg hält solche Figuren, wenn sie schon vorkommen, nicht als durch eine Kontraktion des Spirems de novo zustande gebracht, sondern faßt dieselben als eine fortgesetzte direkte Entwicklung eines solchen Stadiums auf, wie es in der Abb. 30 abgebildet ist, daß also die exzentrische Anhäufung des Kerninhaltes, die sich zu verschiedenen Zeitpunkten wahrnehmen läßt, ihrer Entstehung nach immer ein und dieselbe ist. Wird nämlich das Pachynema in der Weise aufgelöst, wie es Abb. 32 a zeigt, so kann eine zweite Kontraktionsfigur entstehen; folgt aber die Spaltung des Fadens erst später, so geht das dichte Pachynema in ein lockeres Spirem über, das den ganzen Kernraum gleichmäßig ausfüllt und sich nicht mehr aufs neue einseitig zusammenzieht.

Die einzige vorkommende Zusammenziehung, die sich selbstverständlich immer nachweisen läßt, fällt mit der allmählich fortschreitenden Ver-

kürzung und Verdickung der Fäden zusammen, einem Vorgang, durch welchen die Doppelchromosomen nur ihre definitive Form erhalten.

Das in Abb. 32 abgebildete Stadium hat sich als geeignet erwiesen, die hinzukommenden Veränderungen im Bau des Spiremfadens etwas näher zu beobachten. Die Struktur ist noch entschieden kettenförmig, in einer Hinsicht aber weicht sie von der früheren moniliformen entschieden ab. Es ist nämlich einleuchtend, daß man jetzt mit einem Doppelsystem von abwechselnd dunklen und hellen Partien zu tun hat, die unter sich durch eine helle Längslinie getrennt werden. Die zuvor einfachen Anschwellungen sind gespalten, und ihre beiden Hälften bleiben noch eine Zeitlang einander gerade gegenüber liegen. Nachdem die Spiremhälften sich voneinander entfernt haben, läßt sich aber ein moniliformer Aufbau nicht mehr erkennen, sie scheinen ihrer ganzen Länge nach einheitlich zu sein und färben

a b

Abb. 32. *Adoxa moschatellina.* a Längsspaltung des Pachynema. b starke schraubige Drehung der beiden Paarlinge umeinander. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

sich ganz homogen. Mit der Längstrennung hält auch ein anderer Prozeß gleichen Schritt: die Längshälften drehen sich umeinander herum (Abb. 32 a), und so geht das verdoppelte Spirem in das Strepsinemastadium unmerklich über. Die Doppelchromosomen werden durch Segmentierung dieses Strepsinemas gebildet. Wann dieselbe einsetzt, ist schwer zu entscheiden, wahrscheinlich sind die Doppelchromosomen schon in Abb. 32 a voneinander getrennt.

Die einzige Veränderung, welche die Chromosomen nach ihrer gegenseitigen Trennung erleiden, ist eine allmählich fortschreitende Verkürzung und Verdickung. Solche Stadien sind in Abb. 32 b abgebildet. Aus der Abbildung geht hervor, daß die Doppelchromosomen als solche deutlich konstituiert sind, und die gegenseitige Windung der Paarlinge ist hier noch mehr gesteigert als zuvor. Von diesem Stadium bis zur Diakinese ist nur ein kleiner Sprung. Die Doppelchromosomen haben dann ihre definitive Form und Größe erreicht und treten in fast allen den Figuren auf, die für diese Phase als charakteristisch beschrieben wurden. Meistens scheinen sie indessen mehr oder weniger gebogene, mit einem Ende aneinanderhaftende Stäbchen zu bilden, und auch geschlossene Ringe sind sehr gewöhnlich. An der

Oberfläche sind sie im Anfang der Diakinese etwas rauh, und bei genauer Beobachtung ist es bisweilen möglich, festzustellen, daß die Auszackungen des Chromosomenkörpers in sehr feine Fäden übergehen, die entweder im Kernlumen frei enden oder sich bis an die Kernmembran erstrecken. Kurz vor der Spindelbildung sind indessen sämtliche Fäden verschwunden, und die Chromosomen haben dann eine völlig glatte Oberfläche erhalten.

Schon vor dem Eintritt der Diakinese zeigen die Nukleolen starke Anzeichen von Desorganisation. Sie werden sehr unregelmäßig und verlieren zum großen Teil ihre Tinktionsfähigkeit.

Während der bisher geschilderten Vorgänge in der Entwicklung des Chromatins hat auch der Kern an Größe bedeutend zugenommen. Der letzte Abschnitt dieses Stadiums ist durch die einsetzende Spindelbildung gekennzeichnet.

Die Kernmembran schwindet und das Kernlumen füllt sich gleichzeitig mit einer Menge kinoplasmatischer Fasern. Diese sind in getrennte Bündel zusammengefaßt, deren einzelne Fäden in einen einzigen Punkt zusammenlaufen, der in der Gegend der vorigen Kernmembran gelegen ist, und sich somit im Kernraum fächerförmig verbreiten. Dieses Stadium stellt wohl einen ersten Teil des multipolaren Spindelstadiums dar (Abb. 33).

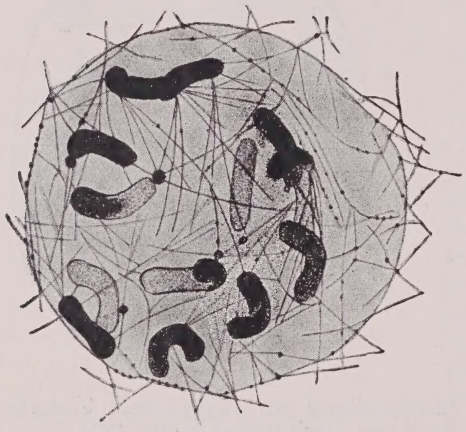


Abb. 33. *Adoxa moschatellina.* Auflösung der Kernmembran; ausgesprochen multipolare Spindelanlage. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

Aus der Abb. 34 geht dann weiter hervor, daß die Fasern eine einheitliche Richtung angenommen haben, um einen spindelähnlichen Körper zu bilden, in welchem die Doppelchromosomen ohne Ordnung eingeschlossen liegen. Die Spindel ist in diesem Stadium noch nicht fertig gebildet, die beiden Spindelpole sind noch nicht entwickelt. Ihre Ausbildung setzt aber unmittelbar darauf ein. Die definitive Form der Spindel wird dadurch besonders charakteristisch (Abb. 35 a, b).

Die beiden Spitzen sind sehr lang und fein, gewöhnlich gegen die breite äquatoriale Abteilung der Spindel jäh abgesetzt. Die Spindelpole werden an ihren äußersten Enden besonders schmal und scharf zugespitzt und sind häufig an der Hautschicht des Zellplasmas befestigt. Die Kernspindel ist sehr deutlich mondsichel- oder S-förmig gebogen.

Gegenüber der Ansicht von Grégoire, Berghs, Strasburger usw., daß die Chromosomen sich vor bzw. in der Synapsis der Länge nach nebeneinander verbinden, was als Junktionstheorie bezeichnet wird, finden Farmer und Moore (1905), daß in einer späteren Phase des Spiremstadiums die Chromatinschlingen sich umbiegen und paarweise umeinanderdrehen, wobei gleichzeitig die Längsteilung, die im Synapsisstadium sichtbar wurde, zurückgeht, daß somit die Teilungsebene der Chromosomen in der heterotypischen Teilung nicht durch ein Auseinanderweichen der vorher längsverbundenen Chromosomen, sondern durch eine

Umbiegung der mit den Enden paarweise vereinigten Chromosomen angegeben wird (= Metasyndese).

Für diese Auffassung des Reduktionsvorganges tritt auch Mottier (1907) ein und zwar auf Grund seiner Untersuchungen über die Pollenzellbildung bei *Lilium* und *Podophyllum*. Es ist auffallend, daß dieselben Untersuchungsobjekte, die von Allen und Overton für die Junktionstheorie verwendet wurden, von Mottier die entgegengesetzte Deutung für die Faltungstheorie erfahren.

Gleichzeitig bestreitet Grégoire (1907) wieder in einer Arbeit über *Lilium* die Faltungstheorie ebenso entschieden, wie sie von Mottier gestützt wird.

Gegen die Faltungstheorie wendet Rosenberg (1907) auf Grund seiner Beobachtungen an *Tanacetum* ein, daß die Längshälften der Chromosomenpaare in der „second contraction" viel dünner sind, als die Chromatinschlingen des vorhergehenden Spiremstadiums. Sollte wirklich ein Faltungsprozeß stattgefunden haben, so würden die Längshälften der Chromosomen mindestens ebenso dick sein wie die Chromatinschleifen im Spiremstadium. Dies war aber entschieden nicht der Fall.

Desgleichen findet Rosenberg (1909) bei *Crepis virens*, daß in der Synapsis die Kernfäden paarweise einander parallel verlaufen und schließlich verschmelzen, was als Konjugation von zwei ganzen somatischen Chromosomen anzusehen ist. Eine Faltung findet nicht statt.

Digby (1910) untersuchte die Verhältnisse bei der Synapsis von *Galtonia candicans* aufs neue und kommt zu dem Ergebnis, daß

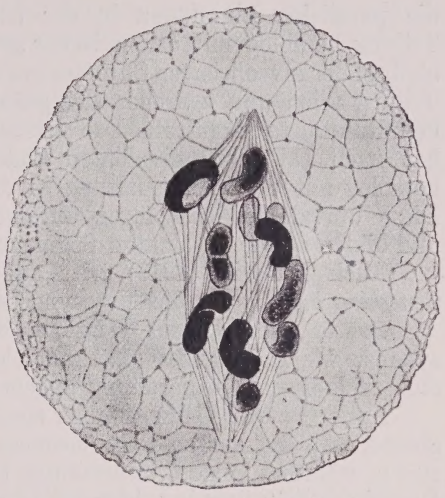


Abb. 34. *Adoxa moschatellina*. Junge heterotype Spindel mit unfertigen Spindelpolen. Der Kernraum ist noch als ein lichter Hof innerhalb der Spindel und rings um diese zu sehen. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

a b

Abb. 35. *Adoxa moschatellina*. Heterotype Spindeln im Embryosack. a Metaphase. b Anaphase. Vergr. 1800. (Nach Lagerberg.)

die parallelen Lininfäden in der frühen Prophase der heterotypischen Teilung homolog mit denen in der somatischen Teilung seien, da sie Überbleibsel der alveolisierten Chromosomen der Telophase der vorhergegangenen Teilung seien und zwischen der prämeiotischen und meiotischen Teilung kein Ruhezustand eintrete. Das sich aus der Synapsis entwickelnde Spirem hat nach Digby univalenten Charakter und seine Längsspaltung ist homolog mit der Längsspaltung in der Prophase somatischer Teilungen. Diese univalenten homologen Chromosomen vereinigen sich „end to end" und bilden so die bivalenten Segmente während der „second contraction".

Auch Davis (1910) tritt auf Grund seiner Untersuchungen an *Oenothera biennis* für die Metasyndese ein.

Später (1914) findet Digby, daß bei *Crepis virens* sowohl Parasynapsis wie Telosynapsis stattfinden kann, daß in den meisten Fällen sogar eine „side-by-side"-Anordnung angenommen werden muß.

Auch Gates (1911) nimmt einen vermittelnden Standpunkt ein; er glaubt, daß die kurzen Chromosomen eine end-to-end-Anordnung bevorzugen, während lange Chromosomen in der Regel side by side kopulieren. Das Wesentliche liegt in beiden Fällen in der Vereinigung homologer Chromosomen in der Synapsis, in der Trennung dieser Chromosomen, in der heterotypischen Teilung und in der Längsspaltung der Chromosomen in der homöotypischen Teilung.

Bei *Galtonia* konnte Newton (1924) auf Grund der verschiedenen Länge der Einzelchromosomen die parasyndetische Lagerung in den allotypen Prophasen besonders gut nachweisen. Tischler betont in seinem Referat (Zeitschr. f. Bot. 1924, S. 502) daß hier an einem „Schulbeispiel" der „Metasyndetiker" die „end-to-end"-Lagerung der Chromosomen als Primärerscheinung ad absurdum geführt ist.

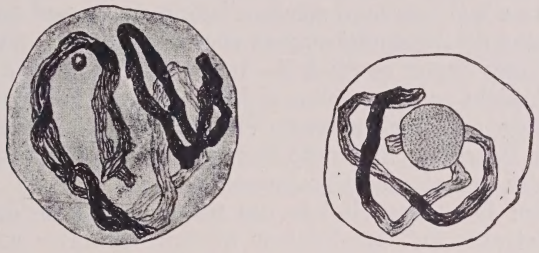
Schwemmle (1924) gibt für *Epilobium* Parasyndese und für *Oenothera rosea*, *Oenothera glauca* und *Oenothera Hookeri* in Übereinstimmung mit anderen Autoren (Cleland 1922, Davis 1909, 1910, 1911) Metasyndese an.

Beer (1912) untersuchte die Reduktionsteilung bei verschiedenen *Compositen* (*Tragopogon pratensis*, *Matricaria chamomilla*, *Crepis taraxacifolia*, *Doronicum plantagineum*, *Calendula officinalis*, *Anthemis cotula* und *Crepis virens*). Er kommt in verschiedenen Punkten zu sehr abweichenden Ergebnissen gegenüber Rosenberg. In der Präsynapsis haben die Kerne ein feines Netzwerk, in welchem sich keine Prochromosomen unterscheiden lassen. Dann bildet sich in der Synapsis ein langer zarter Faden, der keine Chromatinanhäufungen und keine parallele Lagerung zeigt. Dann kommt die „second contraction". Es bildet sich eine Reihe von Schlingen, die von einem gemeinsamen Mittelpunkt ausstrahlen. Dann lösen sich die Schlingen und wandern an die Peripherie, wo sie Ringe, Kreuze, parallele oder umeinander gewundene Fäden darstellen. Es handelt sich hier um bivalente Chromosomen, die aus je zwei univalenten durch „end-to-end"-Bindung entstanden sein sollen.

Einen ganz abweichenden Standpunkt nimmt Bonnevie (1911) ein. Sie stellt zwar in der Synapsis die Verschmelzung zweier paralleler Chromosomen fest, glaubt aber, daß sich hierdurch ein einheitliches „Mixochromosom" gebildet habe. Bei der heterotypischen Teilung komme es infolgedessen nicht zu einer Trennung der vorher zusammengetretenen Chromosomen, sondern die Mixochromosomen teilen sich dann prinzipiell

in gleicher Weise wie die somatischen Chromosomen, nur daß die Längsspaltung der zweiten Teilung schon besonders früh während der ersten zutage tritt.

Es würde zu weit führen, jede Arbeit, die sich mit den allotypischen Teilungen befaßt, auch nur aufzuzählen. Fast stets handelt es sich nur um Bestätigung einer der vielen bisherigen Anschauungen.



a b

Abb. 36. *Crepis virens.* Kern bei Übertritt in die Diakinese mit den drei umeinander geschlungenen Doppelchromosomen (in zwei aufeinander folgenden Schnitten). (Nach Rosenberg.)

Die in der Synapsis gebildeten Chromosomen sind gegenüber den vegetativen Chromosomen derselben Pflanze ungewöhnlich dick, da sie ja in Wirklichkeit aus zwei Chromosomen bestehen. Dieses Stadium, die **Diakinese,** eignet sich in hervorragender Weise zur Zählung der Chromosomen. Wir stellen dabei fest, daß in der Diakinese die Chromosomen nur in der Hälfte der normalen Anzahl wie in den somatischen Mitosen zu finden sind. Die Chromosomen der Diakinese sehen aus wie längsgespalten, ihre Trennung kann sogar z. B. bei *Urtica dioica* (Strasburger 1910) und *Saxifraga* (Schürhoff 1925) sehr erheblich sein, doch haben wir es hier nicht mit einer Spaltung von Chromosomen zu tun, sondern wir haben hier Doppelchromosomen vor uns, die sich in der Synapsis zusammengefunden haben. Diese Doppelchromosomen nennt man **Gemini.** Durch diese Vorgänge wird also die Zahl der Chromosomen halbiert und es entsteht aus der diploiden Generation die haploide.

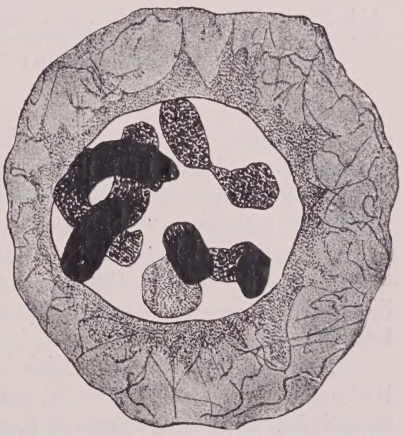


Abb. 37. *Crepis virens.* Diakinese. Die multipolare Spindel macht sich bereits bemerkbar. (Nach Rosenberg.)

Von den Zoologen werden für die Diakinese sehr häufig „Vierergruppen" beschrieben, d. h. Chromosomen, die zuerst „end to end" verbunden, dann jedes noch einmal geteilt sind, so daß vier gesonderte chromatische Elemente in einem Komplex neben- und hintereinanderliegen. Tischler (1922) hebt hervor, daß solche Vierergruppen im Pflanzenreich im allgemeinen nie vorkommen, eben weil das Hintereinanderlagern nur eine Zufälligkeit darstelle. Wir könnten höchstens

eine Parallellagerung von vier Elementen eines Paarlings annehmen, sofern die „zweite" Längsspaltung in der gleichen Ebene vor sich geht.

Solche Vierergruppen bei *Burmannia* werden von Schoch (1920) darauf zurückgeführt, daß die Paarlinge in der Diakinese nicht in der Parallelstellung bleiben, sondern an einem Ende soweit auseinanderspreizen, bis der eine Ast in die Verlängerung des anderen gestellt ist. Vor, während oder nach dieser Spreizung kann die zweite Längsteilung eintreten.

Auch Pisek (1923) fand solche Vierergruppen und zwar bei *Viscum album*. Er deutet ihr Zustandekommen aber etwas anders, da bei der heterotypischen Teilung immer deutlich 3—4teilige Chromosomen polwärts wandern. Seiner Ansicht nach handelt es sich hier nur um „Scheinvierergruppen". Jedem Paarling entsprechen zwei Vierergruppen, entstanden 1. durch Spreizung der Paarlinge; 2. durch Längsspaltung der Paarlinge und 3. durch die V-Form der univalenten Chromosomen.

Von vielen Forschern sind in der frühen Prophase der Reduktionsteilung „Perlstrukturen" beschrieben worden, darunter auch von Grégoire (1899), der später energisch gegen ihre Bedeutung auftrat. Auch Tischler (1922) hält ihr Auftreten, ebenso wie bei der somatischen Mitose für unwahrscheinlich. Ich möchte jedoch glauben, daß sie eine wesentliche Bedeutung haben. Einesteils sind sie von den hervorragendsten Forschern beschrieben, anderenteils geben sie uns eine gute morphologische Grundlage für das Verständnis der neueren Erblichkeitsforschung und endlich werden diese Strukturen auch in allerneuesten Arbeiten immer wieder beschrieben.

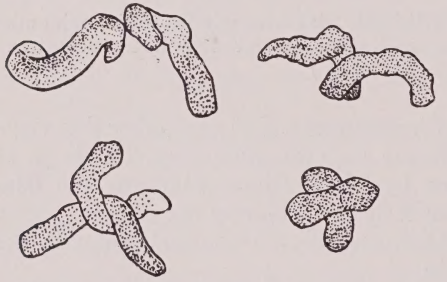


Abb. 38. *Trillium grandiflorum*. Gemini der Pollenmutterzellen im Diakinese-Stadium. (Nach Grégoire.)

Abb. 39. *Thalictrum purpurascens*. Gemini der Pollenmutterzellen im Diakinese-Stadium. (Nach J. B. Overton.)

Kritik ist selbstverständlich stets am Platze, aber meiner Ansicht nach bedeuten die zahlreichen positiven Befunde mehr als die ebenso zahlreichen negativen. Und wenn auch Fischer (1899) uns gezeigt hat, wie Artefakte entstehen können, so haben seine Untersuchungen trotzdem den Wert der Fixierungsmittel nicht herabsetzen können. Ich finde überhaupt, daß viele Autoren viel zu schnell bei der Hand sind, die Ergebnisse erster Forscher als Artefakte hinzustellen, und durch Negation unserer bisherigen Deutungen die Wissenschaft fördern wollen. Der Vorwurf gegen Fixierung und Färbung ist so alt wie diese selbst. Aber wir müssen uns doch vor Augen halten, daß wir ohne diese Hilfsmittel heute in der Zytologie sicher nicht über die ersten Anfangsgründe hinaus wären. Daher wird man meiner Überzeugung nach die Namen Kinoplasma und Trophoplasma, Chromatin

und Linin zweckmäßig weiter verwenden, wenn wir auch zu einer gewissen Umwertung der Begriffe gelangen. Und ebenso sehe ich Perlstrukturen und Spindelfasern als morphologische Gebilde an. Sonst haben wir schließlich überhaupt nur noch „Kolloide".

Die „Perlstrukturen" werden in jedem Jahre in guten Arbeiten aus bekannten Instituten beschrieben und diese positiven Befunde lassen sich durch Erörterungen nicht aus der Welt schaffen.

Bei der Diakinese der Oenotheren finden wir eigenartige Verhältnisse. Zunächst ist hervorzuheben, daß alle Untersucher für eine Telosyndese eintreten. Ferner wurden in der Diakinese Ringbildungen gefunden. Eingehende Untersuchungen von Cleland (1922, 1923, 1924) zeigten, daß bei *Oenothera Franciscana* ein Ring von vier univalenten Chromosomen auftritt, während die übrigen zehn Chromosomen in normaler Weise sich zu fünf Paaren vereinigen. Die ganz ähnlich aussehende *Oenothera Franciscana sulfurea*, die aus einer Bastardierung von *Oenothera biennis* und *Oenothera Franciscana* hervorgegangen ist, besitzt einen Ring aus zwei

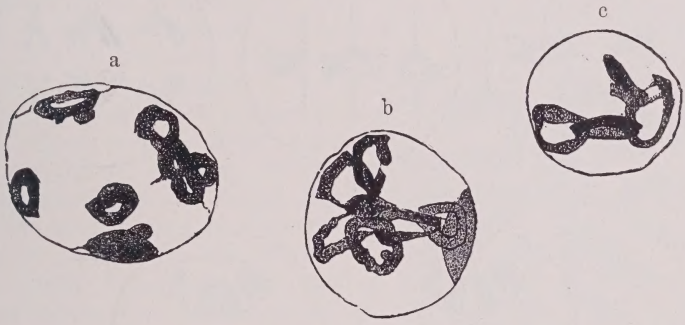


Abb. 40. *Oenothera grandiflora*. a die „diakinetischen Ringe" voneinander isoliert. b und c kettenartig verbundene Chromosomenpaare. Vergr. 2000. (Nach Davis.)

Chromosomen, während die anderen zwölf Chromosomen in der Diakinese eine große Kette bilden. Die Diakinese ist hier also fast „somatisch" geworden, was auf eine große genotypische Verschiedenheit der Eltern des Bastards schließen läßt. Auch *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata* lassen in ähnlicher Weise jede Chromosomenpaarung vermissen. Bei *Oenothera oblonga* finden sich fünf Paare von Chromosomen, während die fünf anderen den Ring bilden. Schwemmle (1924) fand bei *Oenothera rosea* eine aus vierzehn Segmenten bestehende Kette in der Synapsis, während *Oenothera Hookeri* sieben aus je zwei Chromosomen bestehende Ringe bildet.

Im Gegensatz zu *Oenothera* zeigen, wie Schwemmle feststellte, die *Epilobium*-Arten typische Parasyndese.

Håkansson (1925) fand für *Godetia amoena* und *Godetia Whitneyi* typische Parasynapsis; beim Bastard zeigte sich jedoch Kettenbildung, so daß einige Male „oenotherenähnliche" Bilder zu sehen waren. Håkansson glaubt daher in der Ringbildung ein Zeichen einer früheren Bastardierung sehen zu können. Dies dürfte auch mit der Erfahrung übereinstimmen, daß bei *Epilobium*, wo Parasyndese vorhanden ist, die Gene nicht in starren Komplexen zusammengehalten werden.

In den Embryosackmutterzellen von *Lilium Martagon* sehen wir häufig während der frühen Prophase der Teilung neben der netzwabigen Struktur

dicke Stränge bzw. Fäden, die von Mottier (1898) und Strasburger (1908) näher beschrieben werden. Sie stellen eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns dar, manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallelverlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor, oder sie verlaufen auch wohl vom Kern strahlig nach außen. Auf einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium beginnt diese zytoplasmatische Differenzierung zu schwinden und erst zur Zeit der beginnenden Spindelbildung treten neue faserige Strukturen um den Kern auf.

Die heterotypische Teilung.

Nunmehr setzt die erste der beiden allotypischen Teilungen, die **heterotypische,** ein, die auch **Reduktionsteilung** genannt wird, da in ihr nur die

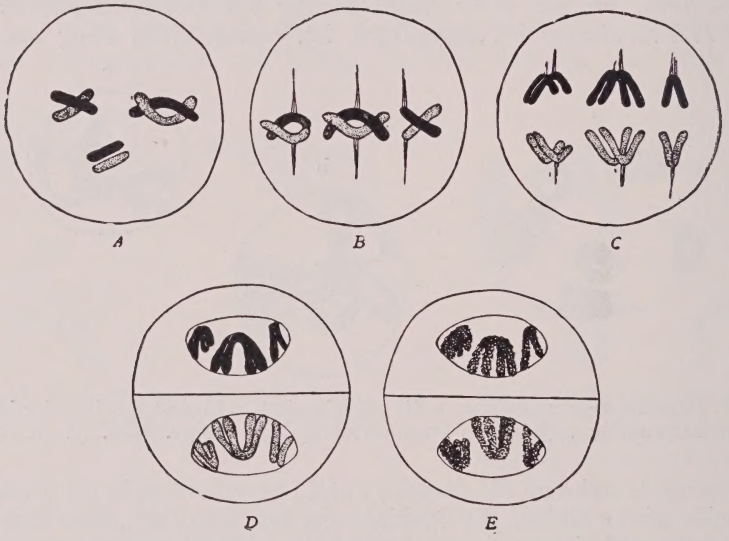


Abb. 41. Schema der heterotypen Teilung. A Diakinese. B Lagerung der Chromosomen in der Metaphase. C desgl. in der Anaphase, dabei ist die für den zweiten Teilungsschritt bestimmte Längsspaltung deutlich geworden. D Chromosomen in den Dyadenkernen. E Vakuolisierungsbeginn. (Nach Grégoire aus Goldschmidt.)

Hälfte der ursprünglichen Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt wird.

Die Anlage der Spindel zeigt insofern Besonderheiten, als sie besonders bei den Mikrosporenmutterzellen multipolar angelegt wird, um später in die bipolare umgebildet zu werden.

Nach Lawson (1903) bildet sich um den Kern zuerst ein zytoplasmatisches Fadennetz, das den Kern mit einer vollständigen Zone umgibt. Hieraus differenzieren sich dann die Spindelfasern, während sich die Kernmembran auflöst.

Die von den Spindelfasern erfaßten Chromosomenpaare ordnen sich zu Kernplatten an. Dort bekommt man die verschiedensten Bilder, wie geschlossene oder geöffnete Ellipsen oder Ringe usw. zu sehen, je nach der Länge der Chromosomen oder ihrem Insertionsort an den Spindelfasern. Dann wird jedes Glied des Chromosomenpaares von den Spindelfasern nach

der entgegengesetzten Richtung gezogen und vollständig von den anderen getrennt.

Während der Wanderung der Chromosomen nach den Polen unterzieht sich jedes Segment einer Längsspaltung. Infolgedessen weisen die Chromosomen in diesem Stadium stets eine V-förmige Gestalt auf. Diese Spaltung wird schon bei einigen Pflanzen in der Metaphase sichtbar, aber bei den meisten erst nach dem Eintritt der Anaphase. Die an den Polen angelangten Tochterchromosomenpaare rücken zusammen und bilden die Anlage für die Tochterkerne.

Nach Tahara (1910) ordnen sich die Chromosomen von *Morus indica* in der homöotypischen Metaphase und Anaphase zu Paaren. Dasselbe wird von Kuwada (1900) für *Oryza sativa* und von Ischikawa (1911) für *Dahlia* mit der Haploidchromosomenzahl 32 angegeben. Ischikawa stellt sich dieses Verhalten so vor, daß die betreffenden Dahlien eigentlich im Gametophyten die diploide Chromosomenzahl aufweisen, so daß hier also auch im Gametophyten die homologen Chromosomen eine Affinität zueinander aufweisen, während *Dahlia coronata* mit 16 haploiden Chromosomen sich nicht so verhält.

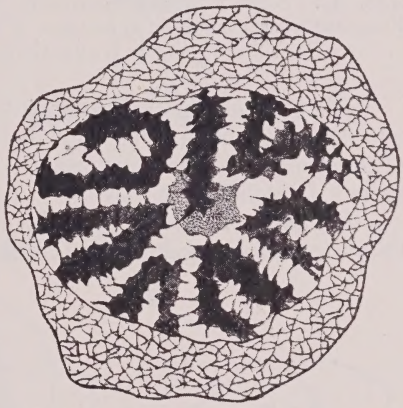


Abb. 42. *Paris quadrifolia.* Interkinese der Pollenmutterzellen. (Nach Grégoire)

In den Tochterkernen verlängern sich die Chromosomen mehr oder weniger, aber sie scheinen keinen kontinuierlichen Faden zu bilden. Bei vielen Pflanzen verlieren die Chromosomen ihre Dichte und die scharfe Kontur durch Vakuolisierung und Anastomosierung, und es wird manchmal schwer, ihre ursprünglichen Formen zu erkennen. Doch scheinen die Chromosomen ihre Individualität nicht vollständig zu verlieren und die Tochterkerne treten niemals vollständig in den Ruhezustand ein. Bei vielen Pflanzen behalten die Chromosomen ihre Dichte und Gestalt bei, und dann läßt sich ihre Individualität in den Tochterkernen immer deutlich feststellen.

Da es sich also nicht um die Ausbildung eines völligen „Ruhe"-Kerns handelt, bezeichnet man das Stadium zwischen heterotypischer und homöotypischer Teilung als **„Interkinese".**

Die homöotypische Teilung.

Nunmehr gelangen wir zur zweiten allotypischen Teilung, der **homöotypischen** Teilung, so genannt, weil sie sich nur unwesentlich von der typischen unterscheidet, nämlich nur dadurch, daß die Spaltung ihrer Chromosomen nicht in der Prophase erfolgt, sondern bereits in der Anaphase der heterotypischen Teilung eingetreten ist.

In der Prophase der homöotypischen Teilung kann man wieder die Tochterchromosomenpaare in den Tochterkernen deutlich erkennen. Die Spindel ist zuerst wieder multipolar und wird erst nachher zur bipo-

laren Struktur umgebildet. Die von den Spindelfasern erfaßten Chromosomenpaare ordnen sich zur Kernplatte an, und nach ihrer Trennung gelangt jede Hälfte des Paares zu dem entgegengesetzten Pole. So wird die vollständige Trennung der in der Anaphase der Reduktionsteilung durch Längsspaltung angelegten Tochterchromosomen zu Ende geführt.

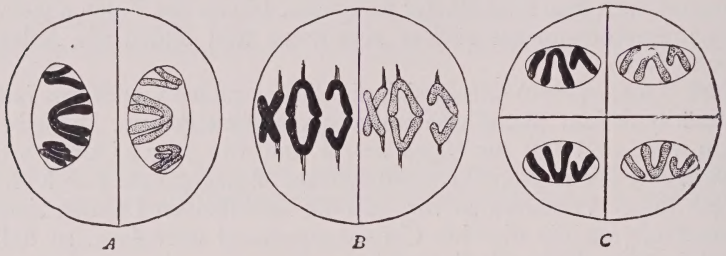


Abb. 43. Schema der homöotypen Teilung. A die Längsspaltung ist in der Prophase wieder sichtbar geworden. B Trennung der Spalthälften. C Tetradenkerne. (Nach Grégoire aus Goldschmidt.)

Die Chromosomen der homöotypischen Kernplatte unterscheiden sich von denen der heterotypischen dadurch, daß sie viel dünner sind, da ja die Chromosomen der heterotypischen Teilung in Wirklichkeit Doppelchromosomen darstellen.

Es findet also im Verlaufe der allotypischen Teilungen nicht eine Paarung völlig ausgebildeter Chromosomen im Synapsisstadium statt, son-

Abb. 44. *Lilium speciosum.* Homöotype Teilung in den Pollenmutterzellen a Aquatorialplatte polwärts gesehen; c frühe, b spätere Anaphase. (Nach Grégoire.)

dern eine Paarung von Chromatinklümpchen, welche wahrscheinlich die wichtigsten Bestandteile der Chromosomen darstellen. Nachher werden diese Chromatinklümpchen mit Hilfe des Linins zu Doppelfäden ausgesponnen, die als nebeneinanderliegende Ketten von Chromosomenpaaren betrachtet werden können. So kommen also die Chromosomen schon in ihrer Anlage als Paar zusammen, und als solche wachsen sie weiter, bis sie

sich zu vollständigen Chromosomenpaaren ausgebildet haben. In der Metaphase der ersten Teilung trennen sich die beiden Glieder der Chromosomenpaare voneinander und wandern nach den entgegengesetzten Polen. Die erste Teilung ist also als eine Reduktionsteilung zu betrachten. In der zweiten Teilung geschieht die Trennung der in der Anaphase der ersten Teilung durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen, und deshalb ist sie eine Äquationsteilung.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß Němec (1910) glaubte, bei den durch Chloralisierung polyploid gewordenen Kernen vegetativer Gewebe ebenfalls eine den allotypischen Teilungen gleichende Reduktionsteilung gesehen zu haben. Seine Deutungen wurden aber durch Strasburger (1910) und Kemp (1910) bestritten.

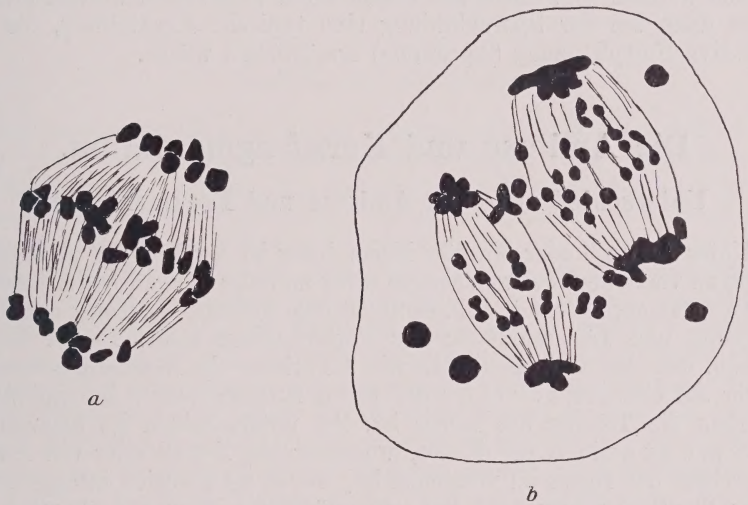


Abb. 45. Homöotype Teilung von Rosenbastarden ungleichchromosomiger Eltern. a *Rosa canina Desvauxii*. Homöotype Spindel im Anaphasestadium; die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Univalenten-Abkömmlinge im Äquator. b *Rosa pomifera recondita*. Die Äquatorchromosomen sind gespalten und ihre Spalthälften weichen auseinander; mehrere Sonderchromosomen und Nukleolen. (Nach Täckholm 1923.)

Endlich glauben auch Farmer, Moore und Walker (1903) bei Krebsgeschwülsten des Menschen gleiche Verhältnisse in den Kernen wie bei der Gametophytenbildung gefunden zu haben.

Während wir nun bei *Rosa* sehen, daß auch in der homöotypischen Teilung die früheren univalenten Chromosomen sich wiederum teilen und in gleicher Anzahl auf die Tochterkerne verteilt werden, fand Kihara (1924) bei Weizenbastarden, daß sich hier die Univalenten zwar in der heterotypischen Teilung durch Längsspaltung teilen, daß aber in der homöotypischen Teilung keine Längsspaltung erfolgt, sondern hier die früheren Univalenten ungeteilt nach den Gesetzen des Zufalls auf die Tochterkerne verteilt werden.

Auf die außerordentliche Bedeutung der Reduktionsteilung und besonders einzelner Stadien der Synapsis wird bei der biologischen Analyse des Kerns noch zurückzukommen sein.

Schon bei der Besprechung der typischen Kernteilung hatten wir uns mit der paarigen Anordnung der Chromosomen beschäftigt und darauf hingewiesen, daß die Affinität der homologen Chromosomen verschieden stark ausgeprägt sein kann. Wir hatten auch bereits erwähnt, daß nicht gepaarte Chromosomen sich während der Reduktionsteilung durch eine normale Längsspaltung teilen. Wir ersehen hieraus, daß eine genügende Affinität der homologen Chromosomen die Vorbedingung für das Zustandekommen der Reduktionsteilung ist. Die Tetradenteilungen bei Bastarden mit verschiedenchromosomigen Eltern, z. B. bei *Rosa*, in denen teils bivalente, teils univalente Chromosomen vorhanden sind, stellen daher eine Zwischenstufe dar zwischen Reduktionsteilung und typischer Teilung. Würde auch zwischen den bivalenten Chromosomen einer solchen Teilung die Affinität zu schwach werden, so würden alle Chromosomen univalent werden und wir hätten dann bei der Sporenbildung eine typische Kernteilung, die eine vegetative Fortpflanzung (Apogamie) ermöglichen würde.

Die Amitose und Kernfragmentation.

Unterschied zwischen Amitose und Fragmentation.

Unter Amitose oder direkter Kernteilung ist der Vorgang einer Kernteilung zu verstehen, bei welchem es nicht zu einer fädigen Differenzierung der Kernelemente kommt, d. h. es findet eine Teilung des Kerns ohne Aussonderung und Längsspaltung der Chromosomen statt. Es ist hervorzuheben, daß die Amitose ebenso wie die Mitose ein Kernteilungsvorgang ist, der auf eine Aktivität des Kerns zurückzuführen ist und dessen Ziel eben die Teilung des Kerns ist. Zu unterscheiden ist hiervon die Fragmentation des Kerns, worunter ein Zerfall oder ein Auseinanderreißen des Kerns zu verstehen ist, wie es gelegentlich infolge bedeutender Streckung oder auch bei lappenförmigen Kernen vorkommt. Die Fragmentation beruht also gegenüber der Amitose auf einer Passivität des Kerns. Während die Amitose unter bestimmten Bedingungen ein regelmäßiges Verhalten des Kerns darstellt, ist die Fragmentation das gelegentliche Produkt von Einwirkungen, die den Zerfall oder das Zerreißen des Kernes im Gefolge haben. Die Amitose stellt also das normale Verhalten des Kerns unter bestimmten Bedingungen dar, während die Fragmentation ein abnormer Vorgang ist.

Gegenüber Kisser (1922), der den Begriff der Fragmentation weiter fassen möchte und zu ihr auch alle amöboiden Veränderungen des Kerns rechnet, die mit einem Zerfall in Teilstücke enden können, bezeichne ich als Fragmentation nur die wirkliche Abtrennung oder Zerreißung eines Kerns, da amöboide Bewegungen des Kerns jederzeit eintreten können, ohne eine weitere Folge zu haben.

Während bei der Mitose stets auch Spindelfasern gebildet werden, unterbleibt ihre Bildung bei der Amitose und der Kernfragmentation. Auch nachträglich werden zwischen den Tochterkernen keine Spindelfasern angelegt, so daß es auch nicht zur Bildung einer Zellwand zwischen den Tochterkernen kommt.

Die Amitosen haben daher stets vielkernige Zellen im Gefolge.

Eine andere Eigentümlichkeit der auf amitotischem Wege entstandenen Tochterkerne ist, daß sie sich niemals mehr auf mitotischem Wege teilen können. Der Kern hat sich rein ernährungsphysiologischen Zwecken dienstbar gemacht und auf seine gestaltenden Eigenschaften verzichtet. Typische Amitosen sind seit langem bekannt in den Internodialzellen der *Characeen*.

Während nun durch die Mitose bei Degeneration der Spindelfasern aus jedem freien Chromosom ein Kern entstehen kann, also die Anzahl der Kerne, sofern keine Zerteilung der einzelnen Chromosomen eintritt, höchstens der Zahl der Chromosomen entspricht, können durch Amitose eine unbegrenzte Anzahl von Kernen gebildet werden. Kisser (1922) berechnete für eine einzige Internodialzelle von *Chara* 6—8000 Kerne, die durch Amitose aus einem Kern entstanden sind.

Verlauf der Amitose.

Als Beispiel aus dem Reiche der Phanerogamen seien die von Schürhoff (1915) beschriebenen Amitosen im Endosperm von *Ranunculus acer* angeführt. Bei der Bildung des Endosperms kommt es hier in manchen Fällen zu einem Riesenwachstum der Kerne, die sich dann auf amitotischem Wege teilen. Bei dieser Trennung der Tochterkerne tritt vorher keine Längsstreckung des Mutterkerns ein, sondern er reißt in der Mitte auseinander, und die Tochterkerne bleiben noch eine Zeitlang durch einige fadenförmige Fortsätze verbunden, die aber bald eingezogen werden, und zwar reißen sie vorher in der Mitte durch. An den Tochterkernen sieht man daher häufig noch einen Teil dieser Fäden, die sich ständig verkürzen und dabei breiter werden. Beim Einziehen dieser Kernbrücken kommt es öfter vor, daß ein Teil der äußersten Spitze anscheinend nicht schnell genug folgen kann, so daß es zur Abschnürung von kleinen Teilchen kommt, die sich abrunden und das Aussehen normaler kleiner Kerne besitzen (Karyomeren). Da diese Kernchen später verschwinden, ist anzunehmen, daß sie entweder desorganisieren oder mit ihren Schwesterkernen wieder verschmelzen. Die Tochterkerne sind noch deutlich daran zu erkennen, daß je zwei sich gegenüberliegen, wie z. B. die eben geteilten Diplokokken unter den Bakterien.

Natürlich kommt es nicht zu einer Zellteilung, sondern es entsteht ein vielkerniges Endosperm. Die auf amitotische Weise entstandenen Endospermkerne gehen später zugrunde.

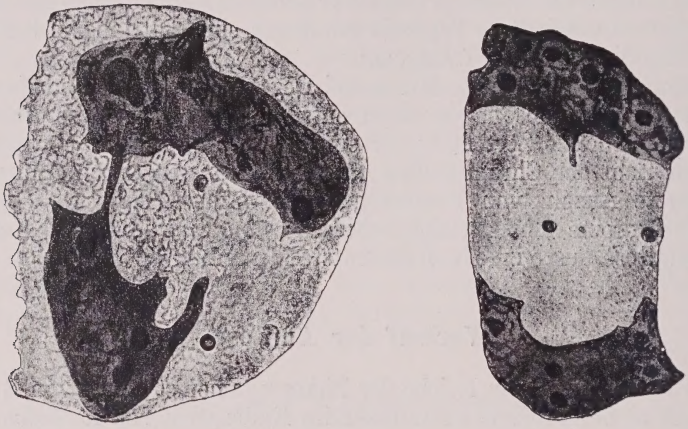
Daß es sich in diesem Falle wirklich um Amitosen und nicht etwa um Kernverschmelzungen handelt, ergibt sich aus folgenden Gründen:

Die Teilungen verlaufen gleichzeitig, wie die mitotischen Teilungen des Endosperms, während die Kernverschmelzungen keine Regelmäßigkeit zeigen.

Infolge der gleichzeitigen Teilungen sind die zugehörigen Kerne genau erkennbar, wie die Anaphasen der Mitosen.

Die nierenförmigen Tochterkerne sind mit ihren abgeflachten Seiten einander zugekehrt, wie die jungen, durch Mitose entstandenen Tochterkerne. Von besonderer Wichtigkeit ist das Auftreten von kleinen Kernchen beim Auseinanderweichen der Kerne. Diese kleinen Kernchen sind nur durch das Zerreißen von Brücken zu erklären.

Das vollständige Fehlen von Scheidewänden spricht ebenfalls gegen Kernverschmelzungen, da normalerweise sämtliche Kerne des vielkernigen Protoplasten miteinander verschmelzen.



a b

Abb. 46. *Ranunculus acer.* Echte Amitosen aus dem Endosperm. In a noch die Verbindung zwischen den beiden Tochterkernen, in b noch die Andeutungen der Tochterkernverbindungen. Daneben kleinere abgeschnürte „Kernchen" von Nukleolengröße. Vergr. 750. (Nach Schürhoff 1915.)

Die Riesenkerne zeigen später keine mitotischen Teilungen mehr, sondern degenerieren; das Auftreten späterer Mitosen würde unbedingt für Kernverschmelzung sprechen.

Vorkommen von Amitosen.

Ähnliche Amitosen beobachtete Treub (1880) bei *Imatophyllum cyrtanthiflorum*. Es handelte sich hier ebenfalls um einen abnormen Vorgang.

Ganz ähnliche Verhältnisse kommen im Prothallium von *Cupressus Goweniana* nach Juel (1904) vor. In den Prothallien bleibt die Zellbildung um die Kerne vollständig aus. Die Kerne selbst sind von ungeheurer Größe und wahrscheinlich durch Amitose entstanden.

Coulter und Chamberlain (1903) halten es für wahrscheinlich, daß sich die Kerne im oberen Teil des Proembryo von *Zamia* amitotisch teilen, denn die Kerne haben oft unregelmäßige Größe und amöboide Form. Sprecher (1907) fand in den Zellen, die das weibliche Prothallium von *Ginkgo* umgeben, häufig Amitosen; die Zellen besaßen dann drei bis vier Kerne. Wahrscheinlich dürfte es sich hier jedoch um Kernverschmelzungen nach voraufgegangenen Mitosen ohne Zellwandbildung handeln. Jaccard (1894) gibt an, daß die Zellen der Archegoniumwandung von *Ephedra helvetica* auf amitotischem Wege zweikernig werden.

Die gleiche Angabe von Berridge und Sanday (1907) hält Land (1907) für falsch und schiebt sie auf fehlerhafte Beschaffenheit des Materials.

Für das Rindenparenchym von *Tropaeolum majus* L. gibt Sugiura (1925) das Vorkommen von Amitosen an. Ein weiterer Fall von regelmäßigem Vorkommen von Amitosen findet sich häufig bei *Lilium Martagon.*

Nach Strasburger (1908) führen die Kerne der den Griffelkanal auskleidenden inhaltsreichen Tapetenzellen Amitosen aus. Nach Schürhoff (1918) funktionieren diese Zellen als Sekretzellen und sind fast stets zweikernig.

Es ließ sich feststellen, daß die meisten Zellen mit zwei Kernen sich im obersten Teile des Griffels, also in der Nähe der Narbe befanden, während etwa 10 mm abwärts nur noch verhältnismäßig selten zweikernige Zellen auftraten. Der Übergang wurde gebildet durch typische Amitosen. Wären diese Kernbilder Kernverschmelzungen, so müßte der Übergang von einkernigen Zellen über Mitosen zu zweikernigen Zellen und von dort erst zu

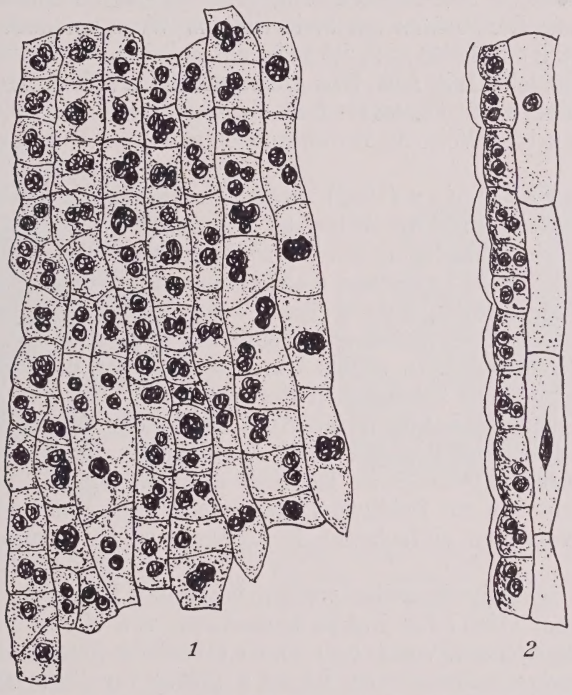


Abb. 47. *Lilium Martagon.* 1 Oberflächenschnitt durch die Epidermis des Griffelkanals. Fast sämtliche Zellen enthalten zwei Kerne oder Amitosen. 2 Längsschnitt durch den Griffelkanal. Schleimepidermis sichtbar. Größenverhältnis der Drüsenzellkerne und der Kerne des Griffelgewebes beachtenswert. Vergr. 250. (Nach Schürhoff 1918.)

Kernverschmelzungen führen, während in diesem Falle der Übergang für Amitosen charakteristisch ist, nämlich einkernige Zellen, Amitosen, zweikernige Zellen. Die Kerne zeichnen sich durch starke Farbstoffspeicherung aus; hervorzuheben ist, daß Kernkörperchen in den amitotisch sich teilenden Kernen nicht zu erkennen waren. Als Zweck dieser Kernteilung dürfte die erzielte Vergrößerung des Kernvolumens und der Kernoberfläche im Verhältnis zum Zytoplasma anzusehen sein, wodurch eine Erhöhung der Intensität der Beziehungen zwischen Kern und Zytoplasma gegeben ist. Eigenartig ist, daß bei Sambucus zweikernige Zellen am Griffelkanal, die anscheinend ganz ähnlichen physiologischen Zwecken dienen, durch normale Mitose entstehen.

Nach Samuelsson (1913) teilen sich die Kerne der Endospermhaustorien von *Empetrum nigrum* wahrscheinlich amitotisch. Man findet große hypertrophierte Kerne mit kleinen (bisweilen in erheblicher Menge) zusammen. Allerlei Zwischenformen kommen auch vor. In einigen Fällen wurden Knäuel von mehr als zehn Kernen aller Größen gefunden, welche durch das Zerfallen eines Riesenkernes entstanden zu sein schienen. Nach der Abbildung zu urteilen, könnte es sich allerdings mindestens ebensogut um Kernverschmelzungen handeln.

Schmid (1906) berichtet ebenfalls über Amitosen in Endospermhaustorien und zwar bei *Melampyrum silvaticum* und *Veronica*.

Daß jedoch die Mehrkernigkeit der Mikropyl- sowie Chalazalhaustorien von *Euphrasia Rostkoviana* auf amitotischem Wege zustande kommt, wie es Wurdinger (1910) will, ist ganz entschieden abzulehnen, dies lehrt schon ein Vergleich mit Abb. 25 c von Schmid (1906). Hier sieht man die beiden Kerne des Chalagal- und die vier Kerne des Mikropylhaustoriums, die in keiner Weise die für amitotisch geteilte Kerne gültige Struktur besitzen.

Von Schrammen (1902) wurden durch die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes von *Vicia faba* verschiedentlich „Pseudoamitosen" erzielt, die zum Teil jedoch als echte Kernfragmentationen anzusehen sind. Blieben z. B. die Versuchspflanzen im Winter längere Zeit, etwa 8 Tage, Temperaturen ausgesetzt, die um 0^{0} C sich bewegten, so traten unter anderem auch einseitige und beiderseitige Einschnürungen, ja völlige Durchschnürungen der Zellkerne ziemlich häufig in den so behandelten Sprossen auf.

Verhältnismäßig häufig treten Amitosen in den Antipodenzellen auf. Es ist klar, daß die Antipoden durch Vermehrung der Kerne eine intensivere ernährungsphysiologische Tätigkeit ausüben können, und da anderseits die Antipoden zur baldigen Degeneration bestimmt sind, können sie vorteilhaft von dem einfacheren Teilungsmodus der Amitose Gebrauch machen.

Amitosen in Antipodenzellen werden bei vielen Pflanzen angegeben, so z. B. von Ernst (1901) für *Tulipa Gesneriana*, von Merrell (1900) für *Silphium integrifolium*, von Lötscher (1905) für *Stackhousia monogyna* und *Ranunculus bulbosus*, von Ikeda (1902) für *Tricyrtis hirta*, von Osterwalder (1898) für *Aconitum Napellus*. Bei vielen anderen Pflanzen sind mehrkernige Antipoden bekannt, die aber sicher zum großen Teil durch Mitose mehrkernig geworden sind.

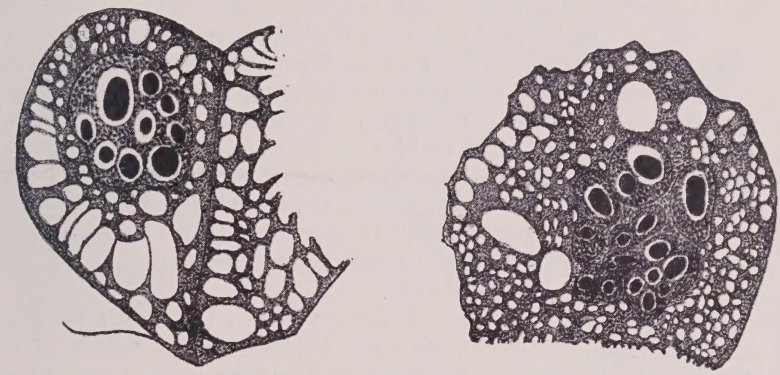
Von Tischler (1903) wurden Amitosen im Nuzellusgewebe von *Cytisus Adami* angegeben. Doch sieht Tischler (1922) diese Auffassung später als irrig an. Hierher gehört auch die Angabe von Schkorbatow (1910) für das Embryogewebe von *Taraxacum*. Es handelt sich hier nach Tischler (1922) jedenfalls um Kernverschmelzungen.

Über Amitosen in der endotrophen Mykorrhiza von *Orchis maculata* und *Listera ovata* berichtet Magnus (1900). Während bei der ersten Amitosen nur gelegentlich vorkommen, sind bei *Listera* die Verdauungszellen sehr oft mit zwei großen durch Amitose entstandenen Kernen versehen.

Wenn wir nun gefunden haben, daß in vielen Fällen die früher behaupteten Amitosen reine Kernverschmelzungen darstellen, so muß andererseits hervorgehoben werden, daß in den in Frage kommenden Zellen, die

fast ausschließlich rein nutritive Aufgaben zu erfüllen haben, nach dem Abklingen ihrer ernährungsphysiologischen Funktion gute Vorbedingungen zur Amitose oder Fragmentation vorliegen. So wissen wir z. B., daß in Antipodenzellen zuerst auf mitotischem Wege Vielkernigkeit entstehen kann, hierauf Kernverschmelzung einsetzt und kurz vor der Degeneration Antitosen auftreten. Das gleiche gilt für Tapetenzellen der Antheren, Kerne in Suspensorhaustorien und Endospermhaustorien, sowie wahrscheinlich auch für ältere Stadien der Riesenzellen bei Heteroderagallen.

Als Beispiel für die Antipodenzellen sei das Verhalten von *Caltha palustris* nach Huß (1906) aufgeführt. Zuerst teilen sich die Antipodenkerne durch Mitose, wodurch die Zahl derselben auf zwei oder höchstens drei in jeder Zelle steigt. Bald nach dem Beginn der Endospermbildung bekommen die Antipodenkerne Einschnürungen, die immer tiefer werden; schließlich zerfallen die großen Kerne in viele, kleinere Teilstücke, von denen jedes einen oder mehrere Nukleolen enthält. Die Teilstücke der Kerne bilden



a b

Abb. 48. *Caltha palustris.* Antipodenkerne äußerst nukleolenreich. a auf dem Höhepunkt der Entwicklung; b zur Zeit des Degenerationsbeginns, wobei der Kern in einzelne Stücke zerfällt. Vergr. 600. (Nach Huss.)

schließlich einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen, die Nukleolen verschwinden und das Chromatin zerfällt in Fetzen und größere Körner, die schließlich aufgelöst werden.

Von Strasburger (1908) wurden Vorbereitungen zu Amitosen und schon vollzogene Amitosen in vegetativen Kernen solcher Pollenkörner von *Lilium Martagon* gesehen, die sich auf der Narbe befanden, aus irgend einem Grunde aber einen Schlauch nicht treiben konnten.

Unter abnormen Bedingungen können auch die generativen Kerne von *Lilium* zu Amitosen schreiten. So schildert sie uns (auch Amitosen des vegetativen Kerns) Chamberlain (1897) im besonderen bei *Lilium tigrinum* und *Lilium auratum*. Er gibt an, in den Antheren dieser Pflanzen zahlreiche Pollenkörner gesehen zu haben, die zwei und selbst mehr sowohl generative als auch vegetative Kerne führten.

Smith (1898) fand bei *Eichhornia crassipes* die Hälfte der Pollenkörner mit zwei vegetativen Kernen versehen. Durch welche Art der Teilung ihre Verdopplung vollzogen wurde, geht aus der Schilderung nicht hervor. Die ungleiche Größe der vegetativen Kerne in einem der beiden abgebildeten Pollenkörner zeugt nach Strasburger (1908) für Amitose.

Doch wurde von Schürhoff (1922) nachgewiesen, daß es sich um mitotische Teilung des vegetativen Pollenkerns handelt, ein Fall, der bisher in der zytologischen Literatur sehr vereinzelt dasteht. Tischler (1922) wirft die Frage auf, ob es sich hier vielleicht um eine Art „Prothalliumbildung" handelt. Diese Auffassung möchte ich ablehnen, denn die generative Zelle im Pollenkorn der Angiospermen ist entschieden der Antheridiummutterzelle der Gymnospermen homolog und die Teilung des vegetativen Pollenkerns findet erst statt, nachdem die Antheridiummutterzelle bereits abgegeben ist. Meiner Meinung nach ist dieser Vorgang in Parallele zu stellen mit der nachträglichen Vermehrung der ursprünglich nur in Zweizahl gebildeten Spermakerne, wie wir es bei *Cupressus Goveniana* und einigen *Liliaceen* kennen. Es handelt sich also um einen abnormen Vorgang, der sich phylogenetisch nicht auswerten läßt.

Abb. 49. *Eichhornia crassipes*. Pollenkorn mit generativer Zelle und mitotischer Teilung des vegetat. Kerns. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff 1922.)

Eine nachträgliche Teilung des vegetativen Pollenkerns ist auch von Woýcicki (1911) bei *Yucca recurva* und von Dahlgren (1916) gelegentlich bei *Primula officinalis* beobachtet worden. Dahlgren hält diesen Vorgang für eine Degeneration. „In Analogie mit einigen bekannten Fällen von Teilung des Pollenschlauchkerns bin ich zu der Ansicht geneigt, daß man es hier mit Kernen, die auf amitotischem Weg entstanden sind, zu tun hat, obgleich ich dies nicht durch direkt beweisende Beobachtungen begründen kann." Die Struktur der beiden Kerne deutet jedoch mit Sicherheit darauf hin, daß sie durch Mitose entstanden sind.

Endlich werden von Fullmer (1899) auch Amitosen, die sechs bis acht Kerne liefern können, für den vegetativen Kern des Pollens von *Hemerocallis fulva* angegeben; doch erscheint es fraglich, ob es sich hier nicht um Karyomerenbildung handelt, wie solche von Schürhoff (1913) für die Teilung des primären Pollenkerns derselben Pflanze beschrieben wurde.

Über das Vorkommen zahlreicher Kerne in den Bastfasern von *Humulus Lupulus*, *Urtica dioica*, *Vinca minor* und in den milchsaftführenden Schläuchen von *Ochrosia coccinea*, *Vinca minor*, *Urtica dioica* und einiger anderer Pflanzen berichtet Treub (1879). Die Vielkernigkeit wurde dann von zahlreichen Autoren bestätigt. Über die Art der Teilung herrscht jedoch Meinungsverschiedenheit. Nach Johow (1881) vermehren sie sich in den stark verdickten Bastfasern von *Tradescantia* durch Amitose. Mehrkernigkeit sowohl der verdickten als auch der unverdickten Bastfasern von *Urtica* stellte Treub (1880) fest und Kallen (1882) bestätigte diese Angaben. Letzterer fand in einer zu drei Viertel frei präparierten Bastfaser über 160 Kerne und zeigte gleichzeitig, daß ihre Entstehung amitotisch vor sich geht, während Treub (1882) an der mitotischen Teilung der Kerne, für die er sich ausspricht, festhält.

Ich bin mit Tischler (1922) der Überzeugung, daß die Angaben von Kallen (1882) auf irrtümlicher Deutung beruhen.

Übergänge zwischen Mitose und Amitose wurden von Dixon (1895) und Sargant (1896) in den Embryosäcken von *Liliaceen* gefunden.

Dixon beschreibt für die Endospermkerne von *Fritillaria imperialis* Riesenkerne, die in eine Anzahl Tochterkerne zerfallen, bei allen von ihm beobachteten Übergängen zur Amitose fand er Spindelfasern, so daß wir aus diesem Grunde schon nicht von Amitosen sprechen können.

Buscalioni (1898) wies nach, daß es sich bei den beobachteten Fällen um echte Mitosen handle, die nur eine abnorme Anordnung der Chromosomen aufwiesen. Buscalioni selbst gibt Übergänge für die Endospermkerne gewisser Pflanzen an. Es sind meist hantelförmige Gebilde, in welchen der Kernfaden in die einzelnen, meist schon längsgespaltenen Chromosomen zerfallen war, die Kernwand jedoch, wie auch die Nukleolen erhalten bleiben.

Ähnliche Übergänge zugleich mit Spindelfaserausbildung beschreibt Tischler (1900) für das Endosperm von *Corydalis*. Auch Nabokich (1904) erwähnt für *Phaseolus*-Wurzeln bei anaërober Kultur amitoseähnliche Abbildungen als Rückbildungserscheinungen sol-

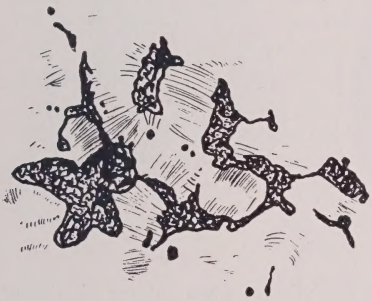


Abb. 50. *Fritillaria imperialis.* Übergang zwischen Mitose und Amitose bei den Teilungen im Endosperm. Vergr. 250. (Nach Dixon 1895.)

Abb. 51. *Corydalis cava.* „Pseudoamitose" nach Verschwinden der Spindelfasern. Einseitige Anlage der jungen Zellwand. Vergr. 1540. (Nach Tischler 1900.)

cher Kerne, deren Mitose noch nicht weit genug vorgeschritten war. Endlich konnte Schrammen (1902) derartige Übergänge durch Einwirkung von Kälte auf die Sprosse von *Vicia faba* erzielen.

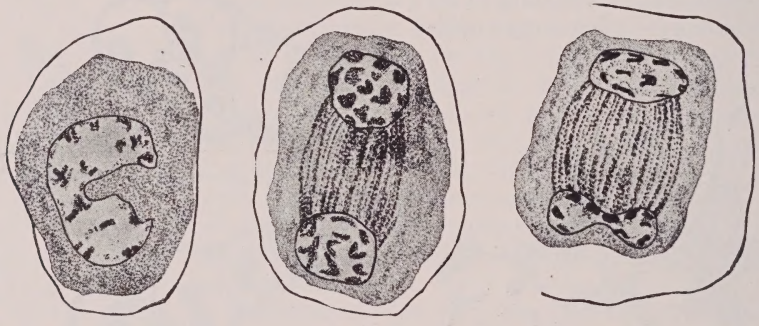
Ferner sind als Übergänge zwischen Mitose und Amitose die von Tischler (1908) bei Pollen von Bastardpflanzen gefundenen Kerndurchschnürungen zu betrachten, bei denen es gelegentlich auch zur Ausbildung von Spindelfasern kommt, insbesondere wurden derartige Bilder bei *Syringa chinensis* beobachtet. Nach neueren Untersuchungen sind diese Unregelmäßigkeiten nicht auf den Bastardcharakter der Pflanze, sondern auf Kälteeinflüsse zurückzuführen.

Vielleicht ist hierher auch die Angabe von Coulter und Chamberlain (1903) zu stellen, daß anscheinend im oberen Teil des Proembryos von *Zamia* die Kernvermehrung durch Amitose erfolge, was aus der verschiedenen Größe der Kerne und ihrer amöboiden Form hervorzugehen scheint. Von Ikeno (1898) wird jedoch ausdrücklich das regelmäßige Vorkommen von amitotischen Kernteilungen im oberen Teil des Proembryo von *Cycas revoluta* hervorgehoben.

Bis in die letzte Zeit hat man als typische Amitosen auch die Kernbilder in den älteren Stengelteilen von *Tradescantia virginica* angesehen.

Zuerst berichtete J o h o w (1880) hierüber. Die Anzahl der Tochterkerne sei sehr verschieden, am häufigsten finde man zwei, doch habe er auch acht bis zehn in einer Zelle getroffen. S t r a s b u r g e r (1880) gibt dann in seiner Arbeit über vielkernige Zellen Abbildungen dieser Kernbilder. Auch Z i m m e r m a n n (1896) bildet diese Kerne ab, weist aber bereits darauf hin, daß es ihm wahrscheinlicher scheint, daß die vermeintlichen Stadien der direkten Kernteilung überhaupt nicht alle wirkliche Teilungsstadien darstellen, daß vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltsveränderungen unterworfen sei, die nur selten zu einer wirklichen Teilung führten.

In der Tat entstehen diese Kernbilder, wie durch S c h ü r h o f f (1917) nachgewiesen wurde, durch amöboide Bewegung der älteren Kerne. Dies ergibt sich aus folgendem:



a b c

Abb. 52. *Syringa chinensis.* Pollenmutterzellen in Teilung. a scheinbare „Amitose". b normaler Verlauf der heterotypen Mitose. c Dyadenkern in „Durchschnürung". Vergr. 1720. (Nach T i s c h l e r 1908.)

1. In nebeneinander liegenden Zellen kommen regelmäßig Mitosen und Pseudoamitosen vor; es erscheint ausgeschlossen, daß Amitosen und Mitosen so gleichwertig sind, daß sie regelmäßig miteinander abwechseln können.

2. Im Wundperiderm teilen sich die Kerne mitotisch, dies setzt voraus, daß keine amitotische Teilung des Kerns vorausgegangen ist, obgleich sich in der nächsten Umgebung zahlreiche Bilder von Pseudoamitosen zeigen.

3. Trotz mehrerer Tausend beobachteter Pseudoamitosen fand sich keine Zelle mit mehreren Kernen; es ergibt sich hieraus, daß die gefundenen Kernbilder keine Vorbereitungen zu Kernteilungen darstellen, da wir sonst für den Verlauf einer Amitose eine so außerordentlich lange Zeit annehmen müßten, daß während der Zeit der Existenz der einzelnen Pflanze nur wenige Amitosen zu Ende geführt würden. Da durch Amitose aber keine Zellwände gebildet werden, müßten durch Amitose unbedingt vielkernige Zellen entstehen.

Gegen die Annahme, daß die Pseudoamitosen Kernverschmelzungen darstellen, sprechen folgende Gründe:

1. Es müßten sich vor der Kernverschmelzung mehrkernige Zellen gebildet haben; diese waren aber niemals aufzufinden.

2. Das Entstehen von vielkernigen Zellen würde eine Desorganisation des Phragmoplasten oder nachträgliche Auflösung einer Zellwand bedingen. Da die Kernverschmelzungen schnell verlaufen, hätten bei der großen Anzahl von Pseudoamitosen diese Stadien in Masse gefunden werden müssen. Es ließ sich jedoch stets eine völlige Ausbildung des Phragmoplasten mit nachfolgender Zellwandbildung beobachten. Auflösung der Zellwände wurde auch nicht beobachtet.

3. Bei Auftreten von Kernverschmelzungen hätten syndiploide Chromosomenzahlen zur Wahrnehmung gelangen müssen. Die Teilungsfiguren wiesen jedoch stets normale diploide Chromosomenzahlen auf.

Es ist natürlich immerhin die Möglichkeit gegeben, daß bei diesen Formveränderungen des Kerns auch einmal der Fall eintreten kann, daß ein dünnes Fadenstück zerreißt und so in einer Zelle gelegentlich zwei Kerne zu finden sind. Dieser Vorgang ist aber immer nur eine Zufälligkeit und nicht aus Zweckmäßigkeitsgründen hervorgegangen. Kisser (1922), der bei drei *Tradescantia*-Arten in seltenen Fällen eine solche Trennung beobachtete, stellt den Vorgang als Fragmentation in bewußten Gegensatz zu dem nichtkaryokinetischen Teilungsvorgang, der Amitose.

Im folgenden seien einige Fälle mitgeteilt, soweit sie nicht schon behandelt sind, in denen Amitosen beschrieben wurden, die sich später als Kernverschmelzungen herausgestellt haben. Es sei dazu bemerkt, daß früher der Vorgang der Amitose als verhältnismäßig häufig angesehen wurde, während Kernverschmelzungen, abgesehen vom Befruchtungsvorgang, nur sehr selten bekannt waren. Das Bild hat sich inzwischen völlig verschoben, so daß heute solche Bilder, die früher ohne weiteres als Amitose gedeutet wurden, mit größerer Berechtigung als Kernverschmelzungen aufgefaßt werden.

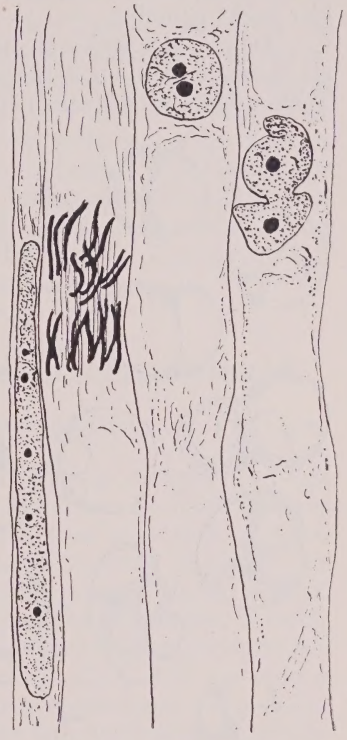


Abb. 53. *Tradescantia virginica.* Längsschnitt durch den älteren Teil eines Stengels. Mitose und in nächster Nachbarschaft eine Pseudoamitose. Es ist klar, daß unter den gleichen Bedingungen in demselben Gewebe nicht gleichzeitig Mitosen und Amitosen auftreten können. Vergr. 750. (Nach Schürhoff 1917.)

Es sei in diesem Zusammenhang erinnert an die Kernverschmelzungen bei *Heterodera*-Gallen, nach Chloralisierung und in den Tapetenzellen der Antheren. Ferner wurden von Lagerberg (1909) die Kernverschmelzungen in den Drüsenzellen an den Griffelkanälen von *Sambucus* und *Adoxa* als Amitosen angesehen.

Wahrscheinlich dürften hierher auch die von Jaccard (1894) beschriebenen Amitosen in den Zellen der Archegoniumwandung von *Ephedra helvetica* gehören.

Einige Arbeiten aus Cambridge (A. Arber 1914, McLean 1914,

Prankerd 1915) behaupteten, daß in den Wurzeln von Wasserpflanzen die Amitose bei der frühen Entwicklung der Adventivwurzeln die Karyokinese ersetze, bzw. hier die einzige Form der Kernteilung darstelle. Diese Anschauungen wurden von Schürhoff 1920 als irrig nachgewiesen. Tatsächlich findet auch in den Wurzeln der Wasserpflanzen die Kernvermehrung stets durch normale Mitosen statt; zweikernige Zellen werden hier nicht gebildet.

Andere als Amitosen beschriebene Beobachtungen haben sich z. B. als normale Mitosen herausgestellt, bei denen sich in der Anaphase die Tochterkerne wieder sehr nähern, so daß es beinahe den Anschein gewinnt, als ob sie sich berührten. Besonders in der Polansicht zeigen diese Stadien eine gewisse Ähnlichkeit mit Amitosen. Daher sind auch derartige Angaben über das Verhalten des Kernes im Wundgewebe zu erklären (Massart 1898, Nathansohn 1900 und Dale 1906), die von Schürhoff (1906) widerlegt wurden.

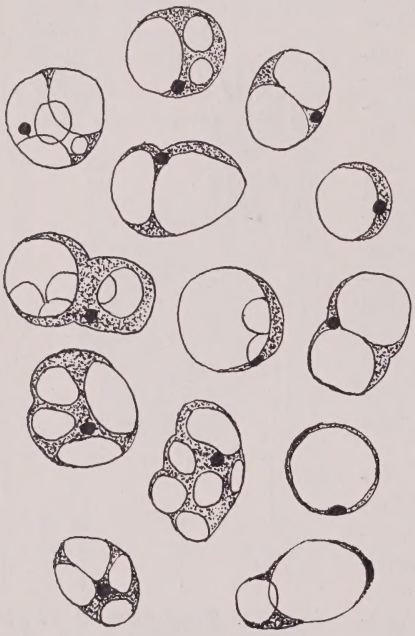


Abb. 54. *Prunus armeniaca.* Sehr stark vakuolisierte Kerne aus den saftigen parenchymatischen Zellen des Fruchtfleisches. Vergr. 540. (Nach Kisser 1922.)

Auch die Angabe von Ernst (1902), daß sich durch Fragmentation von zwei der acht Kerne im Embryosack von *Trillium grandiflorum* zwei überzählige gebildet hätten, möchte ich hierher stellen, da es sich wahrscheinlich um Karyomerenbildung aus versprengten Chromosomen handeln dürfte.

Als ein Vorgang, der in manchen Fällen eine Fragmentation einleiten kann, dürfte das gelegentliche Auftreten von Vakuolen im Kern anzusehen sein. Kisser (1922) fand solche Vakuolisierungen in den Kernen des Markes von *Solanum nigrum*, im Marke von *Lactuca sativa*, im Fruchtfleisch von *Prunus domestica*, im Parenchym der Wurzel von *Beta vulgaris*, im Parenchym des Blattstieles von *Funkia sp.* und in höchster Vollendung im Fruchtfleisch von *Prunus armeniaca*. Die Zeit ihres Auftretens wurde bei *Aloë vulgaris* verfolgt, bei der die Kerne des Wassergewebes oft vakuolisiert sind, und gefunden, daß hier ein seniler Prozeß vorliegt. Die Vakuolen sind imstande zu platzen und dadurch den Kern zu zerklüften. Die Ansicht von Kallen (1882), daß dadurch der Kern in Teilstücke zerlegt werden kann, gewinnt durch diese Beobachtungen an Wahrscheinlichkeit.

Wie wir bei der Kernverschmelzung sehen werden, zeigt das Verschmelzungsprodukt stets die Summe der Chromosomen der beiden verschmolzenen Kerne. Da nun die Amitose ohne eine Spaltung der Chromosomen vor sicht geht und eine außerordentlich hohe Anzahl von Kernen aus einem Mutterkern durch Amitose entstehen kann, worauf insbesondere

Kisser (1922) hinweist, so müssen wir annehmen, daß durch die Amitose die Individualität der Chromosomen vernichtet wird, und dies dürfte der wahre Grund sein, weshalb auf eine Amitose niemals mehr eine Mitose folgen kann.

Bedeutung der Amitose.

Was nun die physiologische Bedeutung der Amitose anbetrifft, so können wir diese nur in einer Vergrößerung der Kernoberfläche zur Zytoplasmamasse erblicken, wodurch eine intensivere Einwirkung des Kerns auf bestimmte Funktionen des Zytoplasmas erreicht wird. Ob die Amitose schneller vor sich geht wie die Mitose, wissen wir nicht, jedenfalls stellt sie einen weniger komplizierten Vorgang dar, der allerdings den Verlust der gleichmäßigen Verteilung der Erbeinheiten und der Individualität der Chromosomen nach sich zieht. Den amitotisch geteilten Kernen geht aus diesem Grunde die Eigenschaft ab, in den „embryonalen" Zustand zurückzukehren, d. h. sich weiter durch Mitose zu teilen.

Mehrkernige Zellen und Kernverschmelzungen.

Der Vorgang der Kernverschmelzung.

Die Behandlung mehrkerniger Zellen und Kernverschmelzungen läßt sich nicht voneinander trennen, da mehrkernige Zellen die Vorbedingung für das Zustandekommen von Kernverschmelzungen sind und auch infolgedessen alle Faktoren, die eine Kernverschmelzung bedingen, in erster Linie mehrkernige Zellen hervorrufen. Andererseits gibt es nur verhältnismäßig wenig Zellen, die normalerweise mehrkernig werden, ohne die Tendenz zu mehr oder weniger zahlreichen Kernverschmelzungen zu zeigen. Von der Entstehung mehrkerniger Zellen durch Amitose wird an anderer Stelle gesprochen. Die durch Amitose mehrkernig gewordenen Zellen zeigen in ihren Kernen niemals das Bestreben, wieder zu verschmelzen, da hierdurch nur eine Wiederherstellung des früheren Zustandes erreicht werden würde, während durch Kernverschmelzung nach voraufgegangener Mitose eine Erhöhung der Chromosomenzahl erreicht wird, wie wir noch sehen werden.

Unter Kernverschmelzung verstehen wir den Vorgang, daß zwei oder mehrere Kerne sich aneinanderlegen und nach Auflösung der Kernwand an der Berührungsstelle sich zu einem Kern vereinigen. Wir haben hier den Fall, daß ruhende Kerne verschmelzen. Die Kernverschmelzung kann aber auch während des Teilungsprozesses erfolgen, indem sich die Spindeln vereinigen und so die Chromosomen beider Kerne nur nach zwei Polen befördert werden.

Im allgemeinen finden wir nur die erstere Art der Kernverschmelzung. Dabei ist zu bemerken, daß die einzelnen Bestandteile der früheren Kerne in dem Verschmelzungsprodukte noch ein verhältnismäßig gesondertes Dasein sich erhalten können. So finden wir, daß z. B. die Kernkörperchen häufig durch ihre Anzahl auf die stattgefundene Verschmelzung hinweisen. Auch die Chromosomen können bei einer auf die Verschmelzung folgenden Teilung noch deutlich ihre Abkunft aus verschiedenen Kernen durch ihre Lagerung kennzeichnen.

Die Vorbedingung für das Zustandekommen einer Kernverschmelzung ist das Vorhandensein mehrerer Kerne in einer Zelle. Diese Vielkernigkeit wird erreicht durch eine Nichtausbildung oder frühzeitige Degeneration der Zellplattenanlage, oder durch Auflösung einer schon bestehenden Zellwand, oder endlich durch Einwandern eines Kernes in das Protoplasma einer anderen einkernigen Zelle.

Der wesentliche Erfolg einer Kernverschmelzung ist im Verein mit der vorher eingetretenen Vielkernigkeit der Zelle eine Vergrößerung der Kernmasse im Verhältnis zur Zellgröße. Dabei ist die Vielkernigkeit das entscheidende Moment, das allein schon die Bedingungen der Kernplasmarelation erfüllt, während die Kernverschmelzung nur ein sekundärer Vorgang ist. Da die Zellen der Phanerogamen normalerweise, von wenigen Ausnahmen abgesehen, einkernig sind, so suchen sie diesen Zustand stets wieder herzustellen, wenn durch verschiedenartige Faktoren ihre Zellen mehrkernig geworden sind. Wir kennen nur wenig Fälle, wo mehrkernige Zellen mehrkernig bleiben, ohne daß mit mehr oder weniger Erfolg Verschmelzungen der Kerne eingeleitet werden.

Durch eine Kernverschmelzung wird die Anzahl der Chromosomen vermehrt, und zwar ist die Anzahl der Chromosomen in dem Verschmelzungsprodukt gleich der Summe der in den betreffenden Kernen enthaltenen Chromosomen. Die Erhöhung der Chromosomenzahl ist daher das sicherste Mittel, eine voraufgegangene Kernverschmelzung zu erkennen, abgesehen von ganz seltenen Fällen, wo durch überzählige Längsspaltung von Chromosomen (z. B. bei den unteren Kernen im Embryosack einiger *Liliaceen*) eine Verdopplung der Chromosomenzahl bewirkt wird.

Vorkommen von Kernschmelzungen.

Die Kernverschmelzungen lassen sich zweckmäßig nach ihrem Chromosomenbestand einteilen. Wir unterscheiden dann Kernverschmelzungen, bei denen die zur Vereinigung kommenden Kerne bestehen:

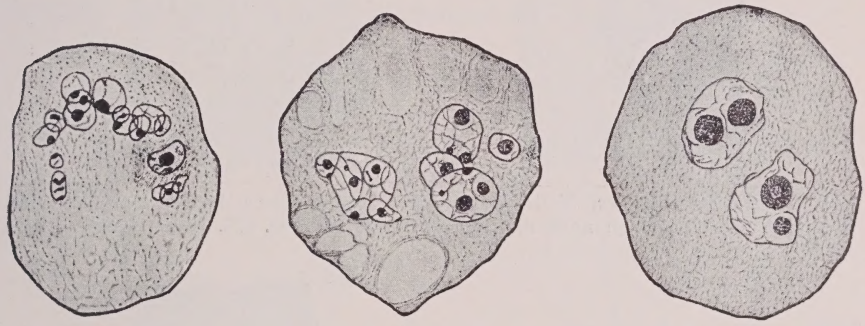
1. nur aus einem Teil der der Pflanze eigentümlichen Kernschleifenzahl;
2. aus der haploiden Chromosomenzahl;
3. aus haploider + diploider Chromosomenzahl;
4. aus diploider + diploider oder diploider + syndiploider oder syndiploider + syndiploider Chromosomenzahl und
5. aus der triploiden Chromosomenzahl.

1. Kernverschmelzungen aus Teilen der normalen Chromosomenzahl kommen nur im Anschluß an unregelmäßig erfolgte Kernteilungen vor, bei denen die einzelnen Chromosomen sich nicht zu zwei Tochterkernen vereinigen, sondern dadurch, daß einige Chromosomen versprengt wurden, mehrere Tochterkerne gebildet haben. Sehr häufig suchen sich diese Kleinkerne miteinander zu vereinigen.

Da es sich hier um Teilkerne der normalen Kerne handelt, spricht man von Karyomeren (κάρυον = Kern, μέρος = Teil). Solche Fälle sind z. B. bei chloralisierten bzw. mit Benzoldämpfen behandelten Wurzelspitzen von *Pisum sativum* durch B l a z e k (1902) beschrieben, ferner für chloralisierte Wurzelspitzen von *Vicia faba* durch N ě m e c (1910) für chloroformierte Pollenmutterzellen von *Larix decidua* durch denselben Autor, für Kerne aus der Sproßspitze von *Vicia faba* nach Temperatureinflüssen

von Schrammen (1902); ferner für die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Agave attenuata* (Lary de Latour 1908) und *Oenothera rubrinervis* (Gates 1908), sowie für die Teilung des primären Pollenkerns von *Hemerocallis fulva* durch Schürhoff (1913), weiter für die zweite Teilung der Pollenmutterzellen von *Trillium cernuum* durch Grégoire und Wygaerts (1904) und von Tischler (1908) u. a. für die Pollen steriler Bastardpflanzen.

Endlich sind hierher auch die Fälle von Kernen aus chloralisierten Wurzeln zu stellen, wo es sich bereits um syndiploide Kerne handelt, wo aber beim Auseinanderweichen der Tochterkerne gleichzeitig mehrere Kerne gebildet werden, worauf z. B. Strasburger (1907) besonders aufmerksam macht. Die Mehrkernigkeit der Zelle wird in allen diesen Fällen durch ein Zurückbleiben einzelner Chromosomen in der Kernplatte sowie durch mehr oder weniger mangelhafte Bipolarität der Spindelfasern hervorgerufen. Meistens kommt es zu einer Verschmelzung der Teilkerne.



a b c

Abb. 55. *Hemerocallis fulva.* Junge Pollenkörner. a Kern mit 16 Karyomeren. b Beginn der Verschmelzungen der Kleinkerne, die Zahl der früheren läßt sich ungefähr aus der der Nukleolen erkennen. c zweikerniges Pollenkorn, vor Abgrenzung der generativen Zelle. (Nach Schürhoff 1913.)

Daß es in ähnlicher Weise bei amitotisch sich teilenden Kernen zur Bildung von Karyomeren kommen kann, ergibt sich aus den Beobachtungen von Schürhoff (1915) an *Ranunculus acer*, doch wurde hier nicht das Bestreben der abgeschnürten Kleinkerne zur Vereinigung mit dem großen Kern beobachtet, wozu noch zu bemerken ist, daß ja auch die großen amitotisch entstandenen Tochterkerne keine Neigung zur Kernverschmelzung zeigten.

2. Kernverschmelzungen aus zwei haploiden Kernen kommen im Pflanzenreiche regelmäßig vor; sie bilden unter anderem ein Kennzeichen der Befruchtung und den Übergang der haploiden Generation in die diploide. Während die unbefruchtete Eizelle meist nur ein Kernkörperchen besitzt, zeigt die befruchtete gewöhnlich zwei. In den Prophasen der ersten Teilung des Keimkerns sieht man häufig noch zwei Knäuel angelegt, während meistens die Kernplatten keine Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen mehr erkennen lassen. Als Ausnahme ist *Pinus Strobus* bekannt. Hier sieht man nach Ferguson (1904) auch in den Prophasen des zweiten Teilungsschrittes zwei Knäuel getrennt nebeneinander auftreten. Die erste Kernplatte tritt gleich als einheitliches Gebilde auf, ebenso verhalten sich die ihr folgende Anaphase und Telophase.

Bemerkenswert ist, daß sich für die diploiden Kerne feststellen läßt, daß sich die väterlichen und mütterlichen Elemente zu Paaren vereinigen und so besonders in den Prophasen zu erkennen sind. Sehr gut läßt sich dies an solchen Pflanzen feststellen, die ungleich lange Chromosomen führen.

Auch die Kopulation des Spermakerns mit dem in Einzahl vorhandenen Polkern bei den vierkernigen Embryosäcken der *Oenotheraceen* ist hier zu nennen.

Ferner gehören hierher die Fälle, wo es zu einer Befruchtung der Synergiden kommt, wie es z. B. für *Gastrodia* (Kusano 1915), *Najas*

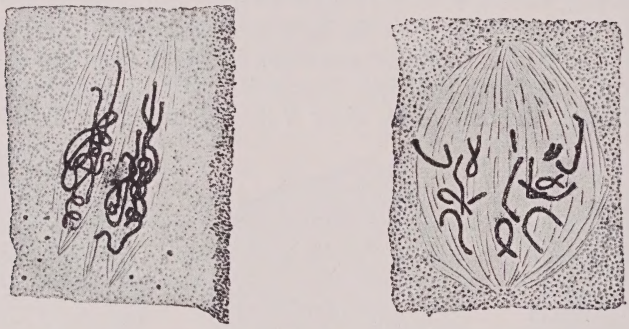


Abb. 56. *Pinus Strobus.* Erste Teilung des Zygotenkerns. In den Spindeln sind ♂ und ♀ Chromosomen noch deutlich gesondert. Vergr. 472. (Nach Ferguson.)

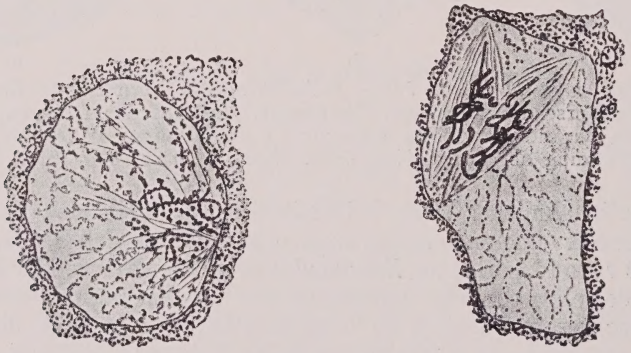


Abb. 57. *Pinus Strobus.* Zweite Teilung des Zygotenkerns. a getrennte Anlage der beiderlei Chromosomen in der frühen Prophase, b im vorgerückten Stadium der Teilung, intranukleäre Spindelfasern bereits vorhanden. Vergr. 472. (Nach Ferguson.)

(Guignard 1901), *Allium* (Tretjakow 1895, Hegelmayer 1897), *Trillium* (Ernst 1902), *Lilium* (Overton 1891), *Iris* (Dodel 1891), *Aconitum* (Osterwalder 1898) und *Delphinium* (Persidsky 1914) nachgewiesen ist.

Hierher gehört weiterhin die Kopulation des Bauchkanalzellkerns mit einem Spermakern, wie sie von Hutchinsson (1915) für *Abies balsamea* beschrieben wird.

Endlich sei auf den von v. Derschau (1918) mitgeteilten Fall einer dispermen „Befruchtung" der Antipoden bei *Nigella arvensis* hingewiesen,

wo es allerdings schon zu einer Verschmelzung von drei haploiden Kernen kommt.

Die Mehrkernigkeit wird in allen diesen Fällen durch Einwandern eines Kerns bzw. zweier Kerne in eine andere kernhaltige Zelle erreicht.

Zu einer Verschmelzung zwei haploider Kerne kommt es im Embryosack der Angiospermen gewöhnlich durch Bildung des sekundären Embryosackkerns aus den beiden Polkernen.

Bei manchen Orchideen verschmilzt der eine Synergidenkern mit dem nur in Einzahl (bei vierkernigen Embryosäcken) vorhandenen Polkern.

Während hier normalerweise nur zwei haploide Kerne miteinander verschmelzen, kommt es bei den Pflanzen mit sechzehnkernigem Embryosack zur Verschmelzung mehrerer haploider Kerne, so z. B. kopulieren bei *Peperomia hispidula* (Johnson 1907) 14, bei *Pandanus* (Campbell 1909) wahrscheinlich

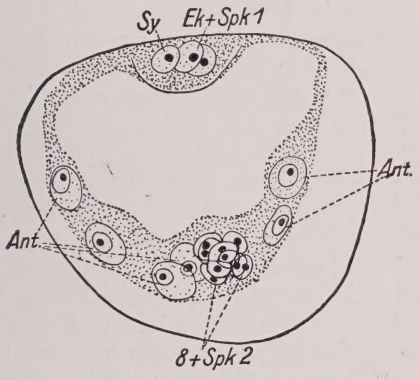


Abb. 58. *Peperomia magnoliifolia.* Embryosack mit acht fusionierenden Polkernen. Als neunter Nukleus liegt der zweite Spermakern (Spk 2) dabei. Ek = Eikern, Ant. = Antipoden. (Nach Häuser.)

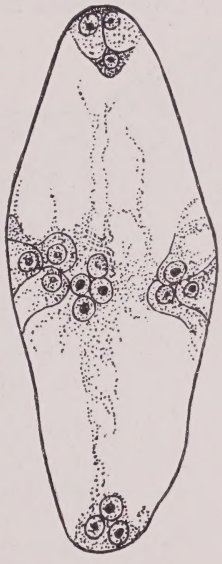


Abb. 59. *Euphorbia procera.* 16kerniger Embryosack. Die Kerne in 4 Triaden angeordnet, die 4 „Polkerne" in der Mitte. (Nach Modilewski.)

12, bei *Peperomia pellucida* (Campbell 1899, 1901; Johnson 1900) und *Peperomia magnoliifolia* (Häuser 1916) 8, bei *Gunnera* (Ernst 1908) 7, bei den *Penaeaceae* (Stephens 1908) 4, manchmal auch mehr, bei *Euphorbia*-Arten (Modilewski 1909, 1910, 1911; Dessiatoff 1911; Donati 1913), sowie den *Malpighiaceae* (Schürhoff 1924) 4 Kerne miteinander.

Ferner ist zu erwähnen, daß häufig mehrkernige Antipodenzellen gebildet werden, z. B. bei *Alopecurus* (Fischer 1880), bei denen es gelegentlich auch zur Verschmelzung haploider Kerne kommt.

Mehrkernige Antipoden für *Alopecurus* wurden von Guignard (1882) bestätigt und auch für *Fedia cornucopiae* angegeben. Ebenfalls vielkernige Antipoden finden sich z. B. nach Lötscher (1905) bei *Anemone nemorosa* und *hepatica.* Auch *Stackhousia monogyna* besitzt mehrkernige Antipoden, doch läßt Lötscher unentschieden, ob sie durch Amitose zu-

stande kommen. Mehrkernige Antipoden mit Kernverschmelzungen werden auch von Huß (1907) u. a. beschrieben.

Es gelingt ferner durch Chloroformieren in den Pollenkörnern von *Larix* Unregelmäßigkeiten bei der Kernteilung zu erzielen, wobei es nach Němec (1910) auch zur Verschmelzung zweier haploider Kerne kommen kann.

Bei Störungen in der Pollenentwicklung bei sterilen Bastardpflanzen kann nach Tischler (1908) die Zellwandbildung in der Pollenmutterzelle unterbleiben, so daß die Pollenmutterzellen vierkernig werden.

Wie Schürhoff (1922) bei *Calycanthus* fand, können die Kerne solcher Doppelpollen miteinander verschmelzen. Bemerkenswert ist, daß solche Doppel- oder Tetradenpollen nur dann eine generative Zelle abgeben, wenn sie zuvor durch Kernverschmelzung einkernig geworden sind.

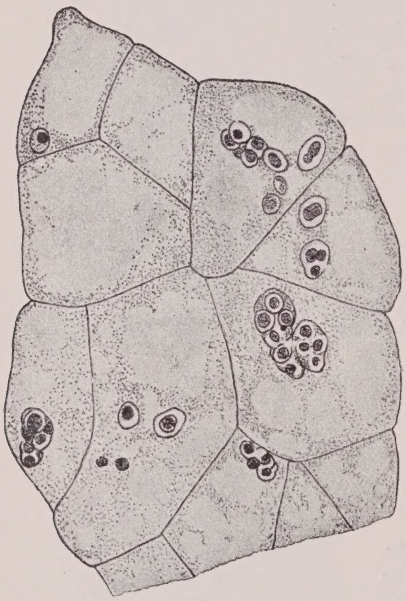


Abb. 60. *Avena sativa*. Antipodenkomplex. Typisch mehrkernige Zellen. Vergr. 375. (Nach Tannert.)

Zur Bildung mehrkerniger Zellen mit haploiden Kernen kommt es ferner in Pollenkörnern, bei denen bei der Teilung des generativen Kerns die generative Zelle aufgelöst wird, so daß alle drei Kerne des Pollenkorns in demselben Zytoplasma liegen. Auch wenn sich die generative Zelle im Pollenschlauche teilt, wird sie fast stets aufgelöst, so daß im Plasma des Pollenschlauches fast immer drei haploide Kerne liegen.

Endlich können Pollenkörner durch Teilung des vegetativen Pollenkerns mehrkernig werden, wie es uns z. B. von *Eichhornia crassipes* (Smith 1898, Schürhoff 1922), (vgl. Abb. 49), *Yucca recurva* (Wóycicki 1911) und *Primula officinalis* (Dahlgren 1916) bekannt ist.

3. Die Verschmelzung eines haploiden Kernes mit einem diploiden kennen wir aus der Kopulation des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern der Angiospermen.

Hier verschmilzt der vorher durch Verschmelzung zweier haploider Kerne diploid gewordene sekundäre Embryosackkern, der also zwei haploiden weiblichen Kernen entspricht, mit dem einem männlichen haploiden Kern. Die Mehrkernigkeit der Zelle entsteht hier durch das Einwandern des generativen Kerns.

Bemerkenswert ist, daß der Einfluß des männlichen Kerns, gegenüber den beiden weiblichen Einheiten des sekundären Embryosackkerns, sich deutlich erkennen läßt in den Bastardendospermen, wie sie uns vor allem die Xenien des Mais zeigen.

4. Ziemlich häufig treffen wir im Pflanzenreich Verschmelzungen von zwei diploiden Kernen. Es gehören hierher die Kernverschmelzungen in den Tapetenzellen der Antheren, in den „Drüsenzellen," an den Griffelkanälen

Abb. 61. *Wikstroemia indica.* Tapetenzellen des Antherenfaches. 1 ruhende Kerne aneinanderhaftend. 2 zwei Kerne im Spindelstadium, der eine in Seiten-, der andere in Polansicht. 3 Anaphase, sehr chromosomenreich. Vergr. 1600. (Nach Strasburger 1909.)

von *Sambucus* (Lagerberg 1909, Schürhoff 1916), in normalen Wurzelspitzen (Stomps 1916), in den Sproßspitzen von *Asparagus officinalis* (Schürhoff 1916), im Plerom der Wurzelspitzen von *Ricinus* (Němec 1910) usw.

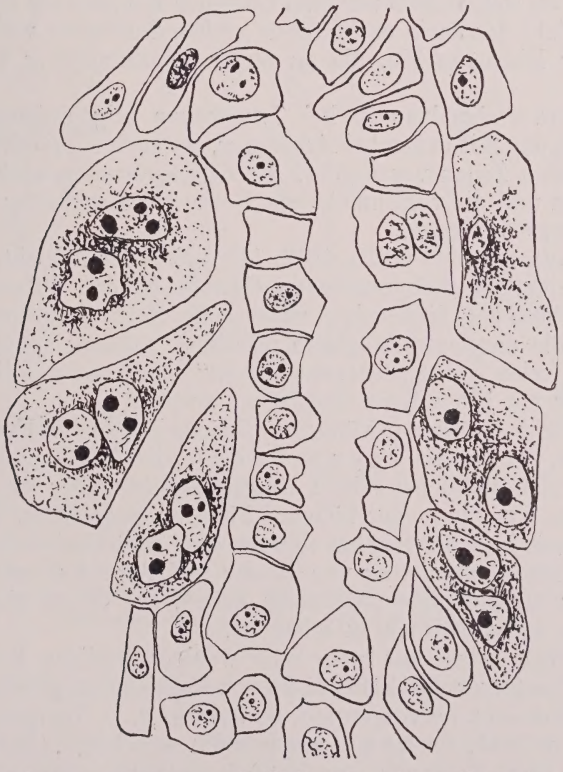


Abb. 62. *Sambucus racemosa.* Griffelkanal mit anliegenden zweikernigen Drüsenzellen. (Nach Schürhoff 1916.)

Durch Mitose wird das Embryonalhaustorium der *Podostemonaceen* zweikernig, während die Vielkernigkeit der Nuzellarhöhle bei derselben Familie durch Auflösung der Zellwände zustande kommt.

Ferner gehört hierher die Verschmelzung diploider Polkerne in den Embryosäcken solcher Pflanzen, bei denen somatische Parthenogenesis auftritt und demnach die Elemente des Embryosackes infolge Ausbleibens der Reduktionsteilung eine diploide Chromosomenzahl aufweisen. Hervorzuheben ist, daß die mit zwei diploiden Kernen ausgestatteten Zellen häufig nur eine geringe Neigung ihrer Kerne zur Verschmelzung zeigen; man findet daher sehr häufig, wenn nicht sogar meistens, zweikernige Zellen vor, z. B. bei den Tapetenzellen der Antheren, den Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* u. a. m.

Von Wóycicki (1907) werden ferner Kernverschmelzungen im Nuzellus von *Tropaeolum majus* beschrieben. Wenn das Ende des Embryosackes sich in die Gewebe des Nuzellus zu vertiefen beginnt, so vergrößern sich die anfänglich sehr feinen Gewebe des Nuzellus in der unmittelbaren Nachbarschaft oder nur wenig davon ab. Ihre Kerne wachsen gleichfalls, die Zellmembranen aber werden immer dünner, nehmen einen körnigen Charakter an und verlieren allmählich ihre Konturen. Die Kerne der in eine gemeinsame Masse verschmelzenden Zellen rücken einander sehr schnell nahe, verbleiben eine gewisse Zeitlang in dieser Lage, worauf sie sich eng zusammenschließen. Nun verlieren sie an der Berührungsstelle ihre Membranen, bis sich endlich aus zwei einzelnen Körpern ein spindelörmiger bildet. Die Zahl der darin enthaltenen großen Nukleolen weist direkt auf die Zahl der Elemente hin, die an dieser Verschmelzung teilgenommen haben.

Die Kernverschmelzungen bei *Tropaeolum* zeigen demgemäß große Übereinstimmung mit denen bei *Asparagus*, wo auch ein starkes Wachstum der betreffenden Zellen vorausgeht, die Zellmembranen nachträglich aufgelöst werden und die verschmolzenen Kerne zur Ernährung anderer Elemente verbraucht werden.

Beer und Arber (1915, 1919, 1920) sind der Ansicht, daß bei der Entwicklung der paremchymatischen Gewebe höherer Pflanzen ein vielkerniges Stadium dem einkernigen vorausgehe. Nach der mitotischen Kernteilung soll die angelegte Zellplatte resorbiert werden; später sollen sich dann um die freien Kerne „Phragmosphären" bilden und auf diese Weise die Zellen wieder um jeden Kern abgegrenzt werden.

Diese Angaben stehen in völligem Widerspruch zu den Untersuchungen von Treub, Strasburger und Schürhoff. Vor allem hat auch Bailey (1919, 1920) bei seinen Untersuchungen über die Bildung der Zellplatte im Kambium der höheren Pflanzen festgestellt, daß stets auf die Kernteilung im embryonalen Gewebe eine Zellteilung folgt. Er erklärt die abweichende Anschauung von Beer und Arber damit, daß diese Autoren nur Querschnitte untersucht haben, bei denen die zarte junge Zellmembran nicht deutlich zu sehen ist.

Zweikernige Zellen mit mehr oder weniger häufigen Kernverschmelzungen werden ferner durch Einwirkung verschiedener physikalischer und chemischer Faktoren hervorgerufen. So bewirkt z. B. Temperaturerhöhung (Prillieux 1881, Schrammen 1902) und Kälte, (Demoor 1895 und Němec 1899, Schrammen 1902), ferner Verwundung (Nemec 1910) und Plasmolyse (Němec 1899) das Unterbleiben der Zellwandbildung,

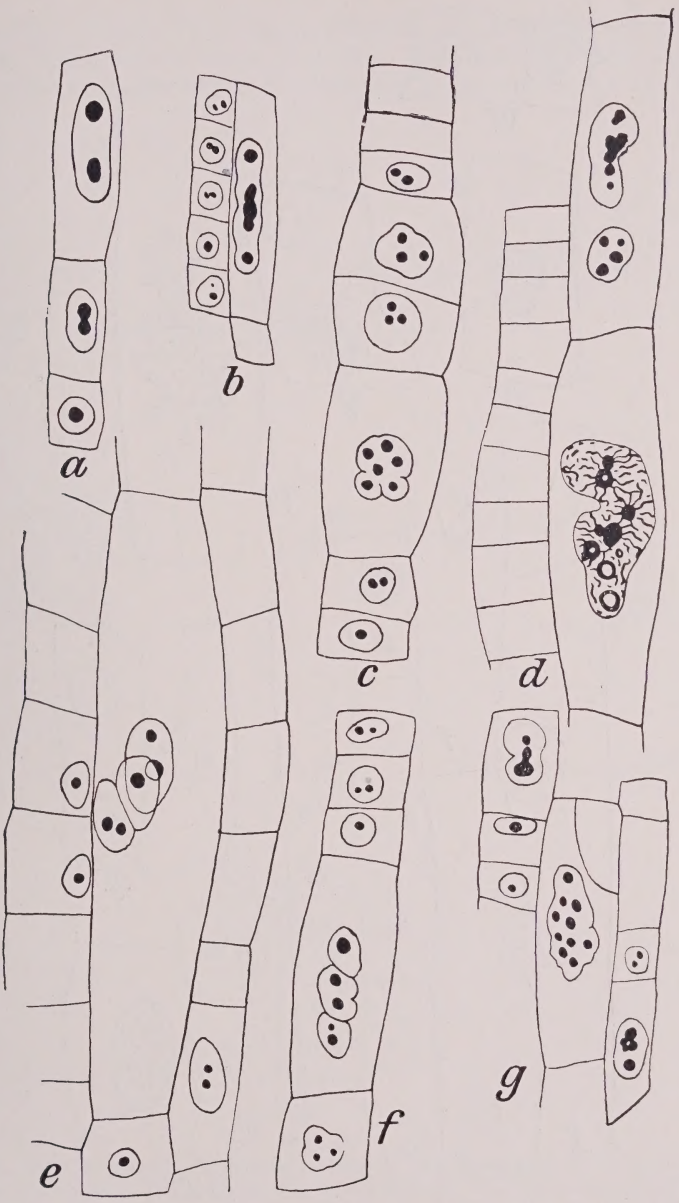


Abb. 63. *Pisum sativum.* Zellen aus einer dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel. In d, e, f, g oktodiploide Zellen mit einem oder mehreren Kernen. (Nach Němec 1910.)

die Bildung zweikerniger Zellen und darauf häufig folgende Kernverschmelzung.

Auch durch Einwirkung chemischer Agentien läßt sich die Unterdrückung der Zellwandbildung und damit das Auftreten zweikerniger Zellen erreichen. In dieser Weise wirkt z. B. Chloroform (Němec 1899,

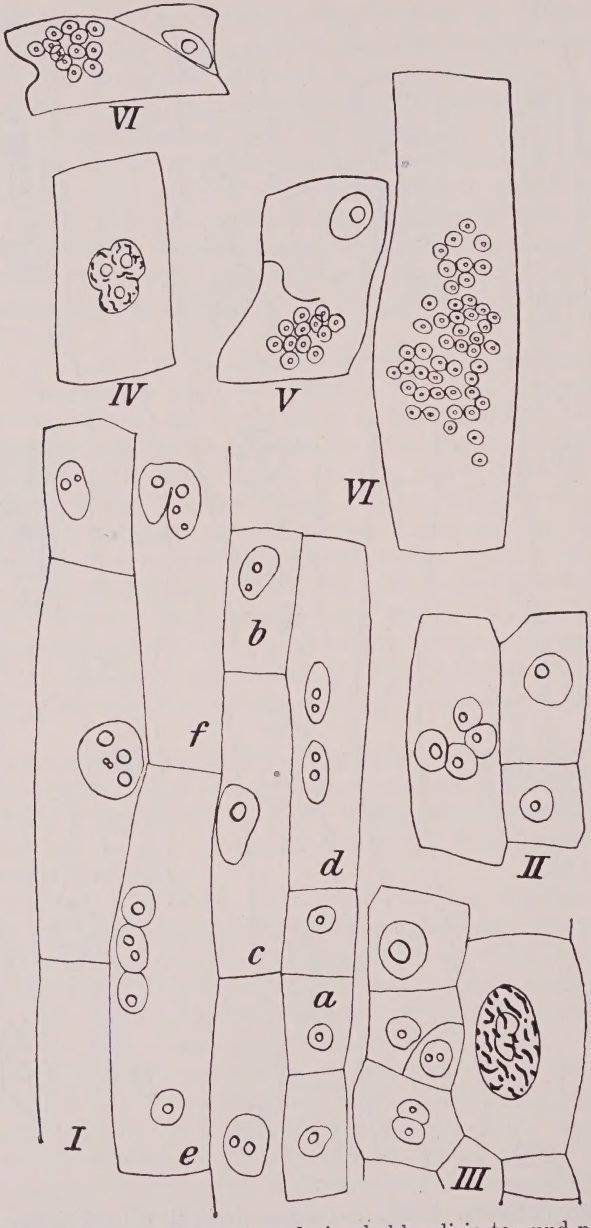


Abb. 64. *Vicia Faba.* Zellen aus einer dreimal chloralisierten und nach 24 Stunden fixierten Wurzel. Äußerst verschiedenwertige Zellen nebeneinander. (Nach Němec 1910.)

1910), Äther (Němec 1899), Benzol (Němec 1903, Blazek 1902), Kupfersulfat (Němec 1903), Pepton (Rosenberg 1899), Legumin (Rosenberg 1899) und vor allem Chloralhydrat.

Auch durch anaërobe Kultur wurden (Nabokich 1904) bei *Phaseolus*-Wurzeln mehrkernige Zellen hervorgerufen.

Hierher gehören ferner einige Pflanzen, die durch Mutation oder auf anderem Wege neben ihrer diploiden Stammpflanze eine tetraploide Varietät besitzen. So hat z. B. *Oenothera gigas* nach Lutz (1907) und

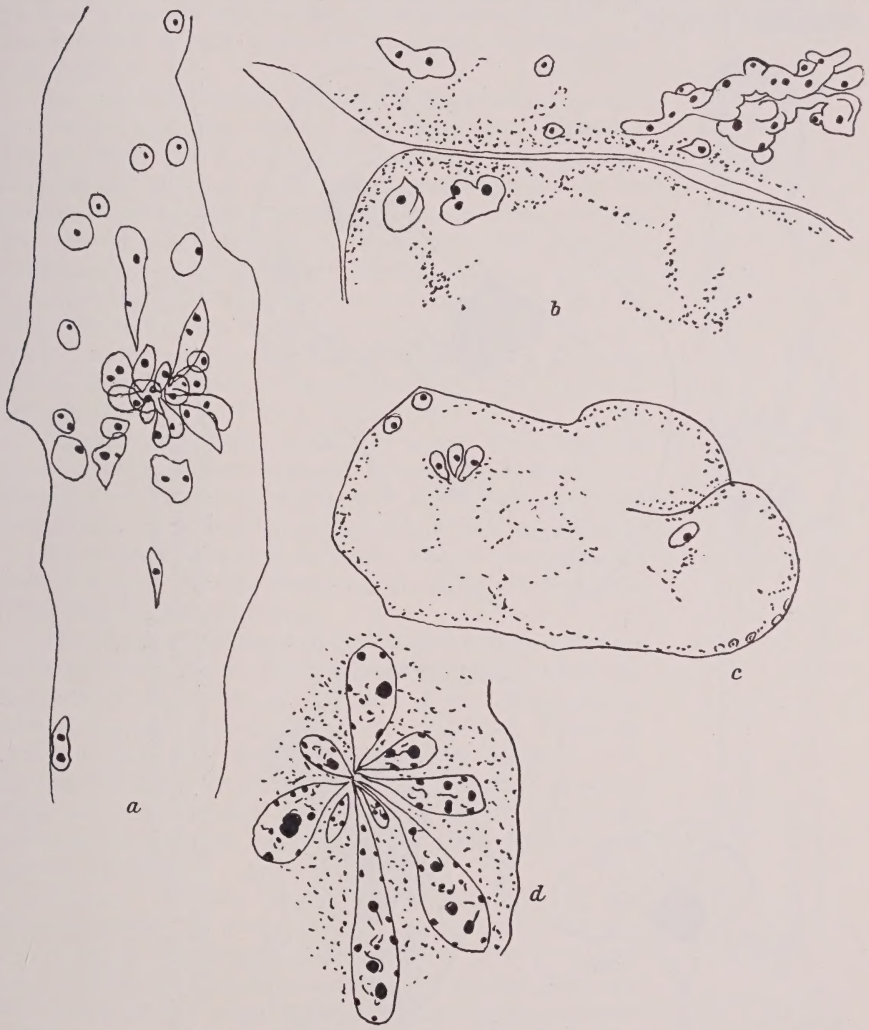


Abb. 65. Riesenzellen in *Heterodera*-Gallen. a *Vitis gongylodes*, Kerne mit schnabelartigen Fortsätzen im Begriff zu verschmelzen. b durch Verschmelzung entstandene Riesenkerne, einzelne Kerne sind nicht verschmolzen. c spärliche Kerne, die nach Degeneration der Riesenkerne in der Riesenzelle zurückgeblieben sind. d *Pritchardia filamentosa*. Verschmelzung von keulenförmigen Kernen. (Nach Němec 1910.)

Gates (1908, 1909) 14 haploide Chromosomen im Gegensatz zur Stammform *Oenothera Lamarckiana* mit nur 7 haploiden Chromosomen.

Man kann sich die Entstehung derartiger tetraploider Arten durch Verschmelzung der beiden Tochterkerne der befruchteten Eizelle oder aber auch durch eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen vorstellen.

Desgleichen wurde für den fertilen Bastard von *Primula floribunda* × *Primula verticillata* = *Primula Kewensis* die tetraploide Chromosomenzahl 36 festgestellt (Digby 1912, Pellew und Durham 1916), während der sterile Bastard derselben Eltern nur die diploide Chromosomenzahl aufweist.

Abb. 66. *Pulsatilla vulgaris*. Riesenzellen aus einer *Heterodera*-Galle. a Zelle mit Kernhaufen; b schnabelförmig ausgezogener Kern kurz vor der Verschmelzung; c ein Teil der Kerne ist zu einem undefinierbaren Klumpen verschmolzen. (Nach Němec.)

Doch wurde von Farmer und Digby (1914) nachgewiesen, daß es sich in diesem Falle, der übrigens auch keine „Gigas"-Rasse darstellt, nicht um eine Vermehrung der chromatischen Substanz handelt, sondern daß hier zwei Chromosomen der bivalenten Rasse einem Chromosom der univalenten Rasse entsprechen. Es kann sich also nicht um eine vorausgegangene Kernverschmelzung handeln.

Ebenfalls besitzt *Primula sinensis* var. *gigas* II tetraploide, hingegen var. *gigas* I diploide Kerne (Gregory 1909).

Endlich traten Verdopplung der Chromosomenzahl bei den Pfropfhybriden von *Solanum* auf (Winkler 1916). So besitzt *Solanum lycopersicum gigas* 48 somatische Chromosomen gegenüber 24 der Stammform und *Solanum nigrum gigas* 144 gegenüber 72 von *Solanum nigrum*.

Im Anschluß hieran sind die Kernverschmelzungen zu besprechen, die anfangs zwischen zwei diploiden Kernen, dann aber sowohl zwischen dem Verschmelzungsprodukt mit anderen diploiden, als auch mit den syndiploiden Verschmelzungsprodukten unter sich erfolgen, also sowohl aus diploiden + syndiploiden als auch aus syndiploiden + syndiploiden Kernen. Hierher gehören in erster Linie die Kernverschmelzungen in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen (Tischler 1901, Němec 1910) und ferner die Kernverschmelzungen in chloralisierten Wurzelspitzen (v. Wasielewski 1902; Němec 1903, 1904, 1910; Strasburger 1907; Kemp 1910).

Im letzteren Falle kopulieren zuerst zwei diploide Kerne; durch Wiederholen der Chloralisierung kann man aber die Verschmelzungsprodukte zu wiederholter weiterer Verschmelzung mit anderen syndiploiden Kernen bringen.

Es werden sich auch noch eine Anzahl von Angaben über Amitosen bei der Nachuntersuchung als Kernverschmelzungen herausstellen.

Zu erwähnen ist hier auch die Verschmelzung mehrerer diploider Kerne im Embryosack apogamer Pflanzen. So beobachtete Murbeck (1902) bei seinen apogamen *Alchimillen*, daß dort die drei Antipodenkerne, die beiden Polkerne und ein Synergidenkern nach Belieben miteinander verschmelzen können. Wir können dies Verhalten wohl auf eine Störung der Polarität im Embryosack, hervorgerufen durch das Unterbleiben der Reduktionsteilung, ansehen.

Mehrere diploide Kerne finden wir auch in den Suspensorzellen, so bildet Strasburger (1880) derartige Zellen von *Leguminosen* ab und Ernst (1901) beschreibt sie für *Tulipa Gesneriana* L. Während die Kerne bei *Tulipa* in den jüngeren Stadien des Suspensors noch vollständig normales Aussehen haben, sind die Kerne der ausgewachsenen Zellen von ungleicher Größe, ohne Kernkörperchen und scheinen bloß aus einer homogenen stark färbbaren Grundsubstanz zu bestehen. Die Kernteilungen verlaufen anscheinend nicht mehr normal, die Zahl der unregelmäßigen Chromosomen beträgt bei diesen nachträglichen Teilungen immer weniger als 24.

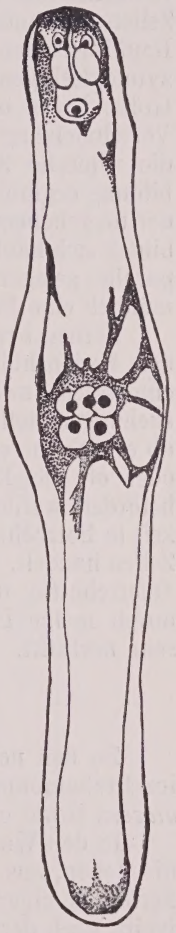


Abb. 67. *Alchimilla sericata*. Embryosack mit fünf Polkernen. Dafür fehlen die Antipoden. (Nach Murbeck.)

Andererseits hat sich herausgestellt, daß die Angaben der Cambridger Schule über das Vorkommen von zweikernigen Zellen in den Wurzeln von Wasserpflanzen nicht zutreffen, wie Schürhoff (1920) nachwies.

Eine Zell- und Kernverschmelzung nach vorhergegangener Auflösung der trennenden Zellwand wird von Samuels (1913, 1923) für die Raphidenzellen von *Anthurium* angegeben; es sollen bis zu fünf Zellen und deren Kerne miteinander verschmelzen können. Diese Angaben wurden von Brunzema (1924) nachgeprüft und nicht bestätigt. Es zeigte sich vielmehr, daß die Zellen mit Kalziumoxalatraphiden sich von denen der Zellen mit anderen Kalziumoxalatkristallen wesentlich unterscheiden. Die Raphidenzellen enthalten stets große Mengen Schleim und verhalten sich zytologisch genau wie Sekretzellen, d. h. die Zellen wachsen zu erheblicher Größe heran und der Kern vergrößert sich durch Kernwachstum; eine Verschmelzung von Zellen oder Kernen findet nicht statt. Die Kerne zeigen die typische Struktur von Kernen sezernierender Zellen. Die Kristallbildung beginnt erst, nachdem der Kern das mehrfache Volumen der Kerne der umgebenden Parenchymzellen angenommen hat. In einer solchen Zelle bilden sich häufig verschiedene kleine Raphidenbündel aus, die nicht immer parallel gelagert sind. Beim Wachstum der Raphiden stellt sich dann allmählich eine Parallellagerung der einzelnen Raphiden ein.

Ferner berichtet Heinricher (1925) über zweikernige Zellen in den Perianthblättern von *Viscum album* und bildet unter anderm auch eine solche zweikernige Zelle mit einer Oxalatdruse ab. Weitere Untersuchungen stellt er in Aussicht und gibt noch an, daß es unentschieden sei, ob es sich um eine einfache Kernfragmentation in alternden Zellen handle, oder ob die Erscheinung etwa durch bestimmte Eingriffe erzielt oder befördert werden könne. Meiner Ansicht nach muß man auch die Möglichkeit in Betracht ziehen, daß es sich um Kerne zweier übereinander liegender Zellen handelt. Hierfür scheint mir sehr zu sprechen, daß es sich um frische Querschnitte und nicht um Mikrotommaterial gehandelt hat. Gerade durch meine Erfahrungen bei *Tradescantia* werde ich in dieser Ansicht sehr bestärkt.

Mehrkernige Zellen.

Zu den normalerweise vielkernigen Zellen gehören bestimmte Zellen im Prokambium der *Dioscoreaceen* und in den Gefäßanlagen der *Euphorbiaceen* sowie endlich die Milchröhren.

In den Wurzelspitzen von *Dioscorea discolor* sind nach Němec (1910) die Zellen, aus welchen die großen Gefäße entstehen sollen, zunächst einkernig. In einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte an unterbleibt nach der karyokinetischen Kernteilung die Scheidewandbildung, die ruhenden Kerne legen sich aneinander. Durch Wiederholung der Teilung ohne Zellwandbildung bilden sich vielkernige Zellen.

Viel bequemer lassen sich die Verhältnisse im Plerom der Wurzelspitzen der *Euphorbiaceen* (Smolák 1904) untersuchen, denn es bilden sich hier nie soviel Kerne in einer Zelle wie bei den *Dioscoreaceen*. Smolák hat in den Wurzelspitzen einiger *Euphorbia*arten, daneben auch bei *Ricinus*, die Entwicklungsgeschichte der Gefäßanlagen untersucht und gefunden, daß dieselben durch Mitose ohne nachfolgende Scheidewandbildung mehrkernig werden. Doch tritt dann in den Zellen hier und da eine Kernverschmelzung auf. Dieselbe ist keine allgemeine Erscheinung, denn Smolák konnte bei *Euphorbia* zweikernige Zellen finden, deren Wände schon die spiralige Struktur aufwiesen.

Betrachtet man nach Němec (1910) einen Längsschnitt durch die Wurzelspitze von *Ricinus*, so gewahrt man in der nächsten Nähe des Vegetationspunktes im Plerom nur einkernige Zellen. Aber in einiger Entfernung vom Vegetationspunkte (0,3—0,8 mm) treten schon hier und da zwei-

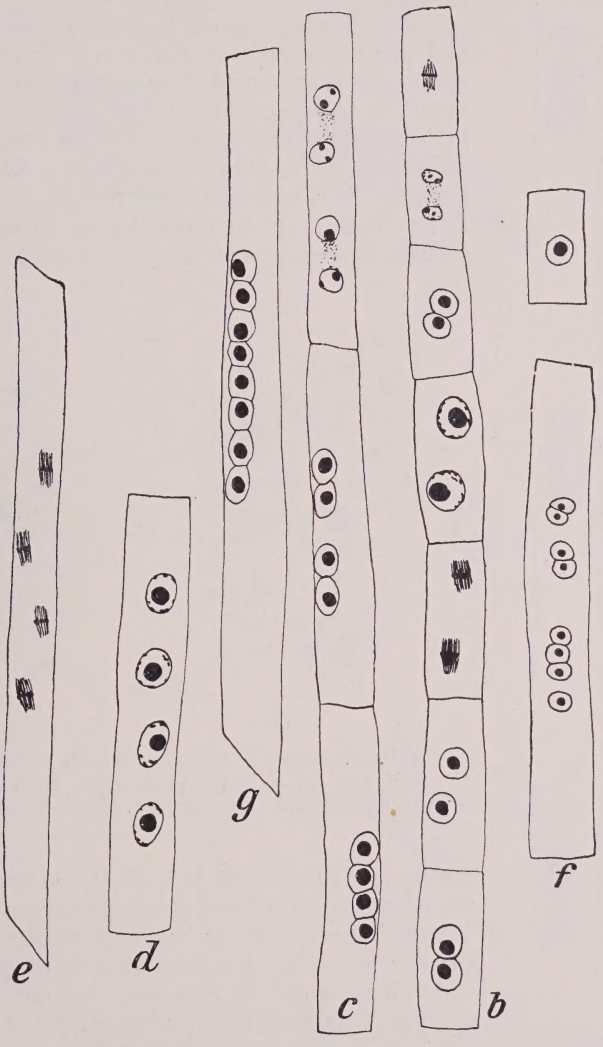


Abb. 68. *Ricinus communis.* Verschiedene Stadien der mehrkernigen Gefäßanlagen. Man beachte die wechselnde Stellung der Kerne zueinander. (Nach Němec 1910.)

kernige Zellen auf, rasch erscheinen dann vierkernige, weiter achtkernige Zellen, zuweilen lassen sich auch noch sechzehnkernige finden. Es läßt sich weiter feststellen, daß diese Kerne durch mitotische Teilung entstehen. Erstens lassen sich in den mehrkernigen Zellen alle Stadien der mitotischen Kernteilungsfiguren beobachten, zweitens kommen die Kerne in den meisten Zellen in geraden Zahlen vor. Das stimmt gut mit der Erscheinung überein,

daß in den mehrkernigen Zellen alle Kerne immer simultan zur Karyokinese schreiten. In den jüngeren, zwei- bis vierkernigen Zellen gibt es höchst selten Figuren, die man als Anfangsstadien der Amitose deuten könnte. Es handelt sich in ihnen jedoch um Kernverschmelzungen.

Die Mehrkernigkeit kommt dadurch zustande, daß der Phragmoplast zwischen den mitotisch entstandenen Kernen von einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkt an keine Scheidewand mehr bildet. Die Verbindungsspindel wird körnig und verschwindet ganz. Die rekonstruierten Kerne nähern sich einander und legen sich im Zentrum der Zelle dicht aneinander. In dieser Lagerung verharren sie bis zur nächstfolgenden Teilung. Sobald sich in ihnen

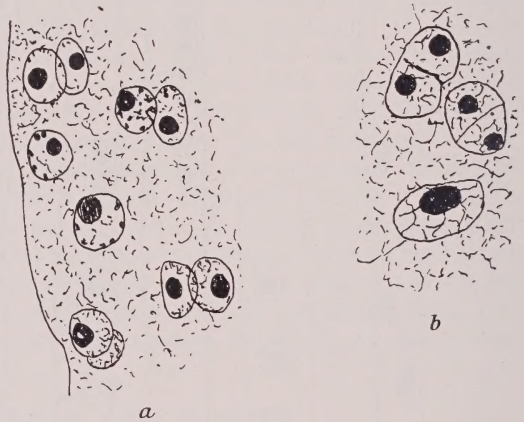


Abb. 70. *Zostera marina.* Kerne aus dem oberen Teil des Embryosackwandbelegs. In b sind die Kerne fast ganz verschmolzen. (Nach Rosenberg.)

das Spirem zu entwickeln beginnt, entfernen sie sich voneinander, in dieser Lage verharren auch die Teilungsfiguren. Dieser Vorgang wiederholt sich in gleicher Weise bei den folgenden Teilungen.

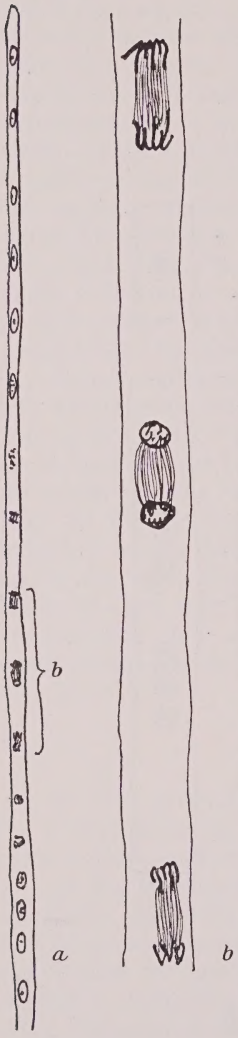


Abb. 69. *Euphorbia helioscopia.* Teilungsfiguren in einer Milchröhre der Wurzelspitze. a schwächer, b ein Teil stärker vergrößert. (Nach Němec 1910.)

Němec befaßt sich auch mit der Frage, womit die Mehrkernigkeit der besprochenen Zellen der *Euphorbiaceen* zusammenhängt. Wir wissen, daß auch sonst bei den Pflanzen die meisten mehrkernigen Zellen sehr groß sind, mag es sich um Milchröhren oder Bastfasern, oder um bestimmte Elemente des Prokambiums der *Dioscoreaceen* handeln (Pirotta und Buscalioni 1898, Treub 1880). Es sind also Zellen, in denen dem Kerne eine große Wirkungssphäre zukommt. Wenn es nun wahr ist, daß sich die Wirkung des Zellkerns nur auf eine bestimmte Entfernung erstreckt (Strasburger 1893), so ist es für eine sehr große Zelle vorteilhaft, wenn

sie mehrere Kerne besitzt, die sich dann in der Zelle gleichmäßig verteilen. Und das ist bei den untersuchten *Euphorbiaceen* der Fall.

Es ist interessant, daß sich die Tendenz, die Kernsubstanz in einer langen Zelle ziemlich gleichmäßig zu verteilen, auch dann äußert, wenn die Zelle einen einzigen, wahrscheinlich aus mehreren verschmolzenen Kern enthält. Derselbe ist anfangs ellipsoidisch, aber während der Streckung

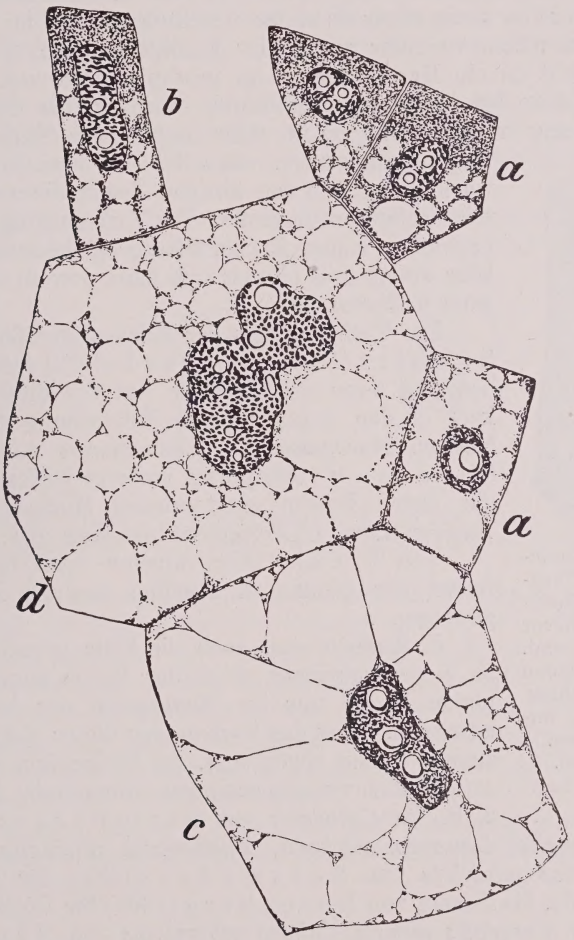


Abb. 71. *Secale cereale.* Verschiedenwertige Zellen aus dem Endosperm. In a haben wir unzweifelhaft normale triploide Kerne; in b wohl syntriploide; in c und d polyploide. (Nach Němec.)

der Zelle wird er ebenfalls länger, bis er sogar die Form eines Fadenkerns annehmen kann (Molisch 1901, Smolák 1904). Besonders auffallend kann man dies bei *Euphorbia* sehen, wo man zuweilen noch an dem fadenförmigen Kern drei Einschnürungen gewahren kann. Niemals jedoch kann sich der einzige Kern so bedeutend strecken, wie sich die selbständigen Kerne voneinander entfernen können. Daher ist es vom Nützlichkeitsstandpunkte einleuchtend, weshalb die langen Zellen mehrkernig werden.

Nach älteren Angaben (Treub 1880) sollen sich die Kerne der Milchröhren typisch mitotisch teilen. Smolák (1904) hat an seinen Präparaten karyokinetische Figuren in den Milchröhren nicht gesehen. Nach Němec (1910) waren sie durch den koagulierten Milchsaft offenbar verdeckt, denn in üppig wachsenden Wurzelspitzen findet man immer wenigstens eine Milchröhre mit Teilungsfiguren. Die Kerne in den Milchröhren sind ziemlich gleichmäßig verteilt, in den meristematischen Teilen meist einander ein wenig näher als in der Streckungszone. Die Kerne teilen sich nicht simultan, vielmehr treten hier Verhältnisse auf, welche in gewisser Hinsicht an die Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbelag der Embryosäcke bei der Endospermbildung erinnern. Die ersten Stadien der Kernteilung erscheinen immer in einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte, etwa 0,3—0,6 mm, in einer Zone, wo man auch in den übrigen Zellen die meisten Kernteilungsfiguren vorfindet. Die Vorbereitung zur Teilung beginnt in einem Kerne, seltener gleichzeitig in zweien oder dreien und pflanzt sich dann sowohl akropetal als auch basipetal fort.

Abb. 72. Verschmelzung zweier Tochterkerne von Nachbarspindeln, bevor sie in Ruhe sind. Die entsprechenden anderen Tochterkerne bleiben unverschmolzen. Vergr. 1540. (Nach Tischler.)

Die Vielkernigkeit der Milchsaftgefäße wurde von Schmitz (1879) und Treub (1879) zuerst beschrieben und zwar stellten diese Autoren diese Vielkernigkeit in den ungegliederten Milchröhren der *Euphorbiaceen*, *Apocynaceen*, *Asclepiadaceen* und *Urticaceen* fest. Johow (1880) wies mehrere Zellkerne auch für die durch Fusion entstandenen Milchsaftgefäße der *Papaveraceen*, *Cichoriaceen*, *Aroideen* usw. nach.

Von Treub (1879) wurden auch in den Bastfasern der genannten Familien mehrere Kerne nachgewiesen.

5. Endlich sind noch die Fälle anzuführen, wo es zu Verschmelzungen triploider Kerne kommt. Da triploide Kerne nur im Endosperm der Angiospermen auftreten, so ist das Vorkommen dieser Kernverschmelzungen genau abgegrenzt. Im Endosperm wurden derartige Kernverschmelzungen wiederholt beschrieben, z. B. für *Corydalis* von Strasburger (1880), für *Galanthus nivalis*, *Leucojum aestivum*, *Pulmonaria officinalis*, *Staphylea pinnata*, *Urtica pilulifera* von Soltwedel (1881), für *Tulipa* von Ernst (1901), für *Zostera* von Rosenberg (1901) für *Digitalis pumila*, *Secale cereale*, *Corydalis pumila*, *Colutea arborescens* von Němec (1910), für *Ranunculus acer* von Schürhoff (1915) usw.

Nach Němec (1910) kommt es bei *Secale cereale* durch wiederholte Verschmelzungen zu ditriploiden bis oktotriploiden Kernen. Die syntriploiden Kerne treten ebenfalls in Teilung.

Die Mehrkernigkeit kommt im Endosperm dadurch zustande, daß bei der simultanen Zellwandbildung mehrere Kerne in eine Zelle eingeschlossen werden.

Endlich haben wir noch die verhältnismäßig seltenen Fälle anzuführen, in denen die Verschmelzung der Kerne während der Kernteilung vor sich geht. Es handelt sich hier bereits um mehrkernige Zellen, in denen mehrere Kerne sich in demselben Teilungsstadium be-

finden, wie es ja unter normalen Bedingungen für vielkernige Zellen die Regel ist.

Derartige Kernverschmelzungen wurden z. B. von Guignard (1898) bei *Magnolia Yulan* beschrieben und zwar in den Tapetenzellen der Antheren; ferner berichten Brown und Sharp (1911) über die Vereinigung von Kernspindeln im unteren Teile des Embryosackes von *Epipactis pubescens*.

Schon Soltwedel (1881) sah im Endosperm von *Lilium croceum* Bilder, die eine Verschmelzung der Kerne während der Karyokinese darstellen.

Es handelt sich also hier um Kernteilungen in mehrkernigen Zellen, in denen infolgedessen trotz der Kernteilung eine Vermehrung der Kerne nicht eintritt, jedoch eine Vermehrung der Chromosomen und damit der Kernsubstanz erfolgt.

Ganz besonders wichtig ist dieser Typus der Kernverschmelzung deswegen, weil er nach den Beobachtungen von Ljungdahl (1922) mög-

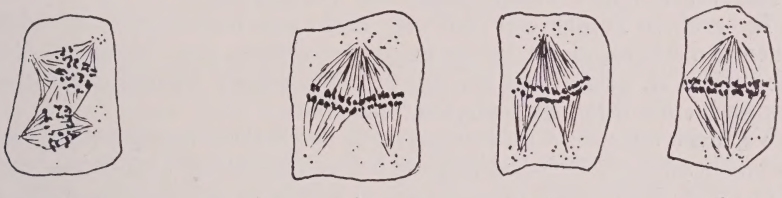


Abb. 73. *Magnolia Yulan*. Verschmelzung der Kerne der Tapetenzellen während des Spindelstadiums. Vergr. 750. (Nach Guignard 1898.)

licherweise zur Entstehung polyploider Formen führen kann. Ljungdahl stellte nämlich bei seinem Bastard *Papaver somniferum* × *orientale* fest, daß die beiden Spindeln der homöotypischen Teilung sich vereinigen können. Schon die Lage in den Antherenfächern, wo alle übrigen Pollenmutterzellen sich im Stadium der homöotypischen Teilung befinden, weist auf diese Deutung hin. In den Anaphasen, wo eine Schätzung der Chromosomen möglich ist, findet man immer annähernd doppelt so viele als in der normalen homöotypen Anaphasespindel.

Ferner wurden solche Verschmelzungen von Kernspindeln in der homöotypischen Kernteilung von Afzelius (1924) bei *Senecio*-Bastarden mehrfach beobachtet.

Die Physiologie des Kerns.

Die normale Physiologie des Kerns.

Die normale Physiologie des Kerns können wir nach seinen Funktionen einteilen, die Behandlung des Themas infolgedessen gliedern in

Ernährungsphysiologie,
Sekretorische Funktionen,
Morphologische Funktionen,
Übertragung erblicher Eigenschaften,
Wechselbeziehung des Kerns zu den übrigen Zellbestandteilen.

Ernährungsphysiologie.

Bei den Beziehungen zwischen Kern und Ernährung haben wir zu unterscheiden, wieweit die Ernährung das Verhalten des Kerns beeinflußt, und andererseits, welche Veränderungen am Kern zu beobachten sind, wenn er selbst die Ernährung beeinflußt, also mit anderen Worten, wie verhält sich der Kern, je nachdem er der Ernährung passiv oder aktiv gegenübersteht. In letzterem Falle haben wir es häufig mit sekretorisch tätigen bzw. für die Nahrungszufuhr besonders angepaßten Zellen zu tun. Der Einfluß der Ernährung äußert sich auf den Kern in einer Vergrößerung oder Verringerung der Chromatin- und der Nukleolarsubstanz.

Nach Schwarz (1887) findet eine weitgehende Abnahme der Chromatinmenge statt, „wenn die Pflanzen sich unter ungünstigen äußeren Bedingungen befanden, speziell, wenn sie langsam wuchsen, während bei kräftigem, raschem Wachstum die Chromatinmenge eine größere war".

Auch Lavdowsky (1894) beobachtete bei den Wurzelspitzen von *Vicia faba* bei der Kultur in schlechter Erde, und bei niederer Temperatur ein fast vollständiges Verschwinden des Chromatins.

Die größere Zufuhr von Nahrung macht sich insbesondere an solchen Kernen bemerkbar, die in Verdauungszellen gelegen sind; derartige Zellen treffen wir z. B. ausgebildet bei den fleischfressenden Pflanzen und in den Pilzwurzeln, die ihren Endophyten verzehren.

Versuche über den Verdauungsprozeß der Blätter von *Drosera rotundifolia* mit besonderer Berücksichtigung der zytologischen Verhältnisse durch Huie (1896, 1897, 1899) führten zu dem Ergebnis, daß das Chromatin des Kerns bei Fütterung der Blätter mit Eiweiß oder mit verschiedenen anderen Substanzen an Masse zunimmt und sich schließlich in Chromosomen teilt.

Ausführliche Untersuchungen über das Verhalten der Kerne von *Drosera rotundifolia* und *Drosera obovata* bei Fütterung der Blätter mit verschiedenen Substanzen (Fleisch, Brot, Käse, Mannit, Rohrzucker, Hämoglobin u. a.) stellte Rosenberg (1899 und 1909) an.

Bei Fütterung der Blätter sondern die Tentakel sehr schnell einen reichlichen Schleim ab; zugleich vermindert sich der Gehalt an Plasma in den Drüsenzellen, so daß diese helldurchscheinend aussehen.

Die weitaus größten Veränderungen kommen jedoch im Zellkern vor. Der Kern verkleinert sich, das Chromatin zeigt eine stetige Vermehrung; zuerst in Form von kleineren oder größeren Körnern in den Knotenpunkten des Liningerüstes. Allmählich lagert sich das Chromatin an der Membran, wobei die Körner sich zu kürzeren oder längeren Stäbchen vereinigen. Schließlich, wenn die Einwirkung des Reizmittels besonders energisch wird, wie bei Fleisch, Eiweiß usw., vereinigen sich diese Chromatinstäbchen und es entsteht ein einziger Faden mit reichlichen anastomosierenden Verästelungen. Dieser Faden wird immer dicker und das Liningerüst undeutlicher. In gewissen Fällen, bei besonders starker Reizung und langer Dauer des Verdauungsprozesses steigert sich der Chromatingehalt noch, wobei sich Chromatinkörner auch im Innern des Gerüstwerkes lagern. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen wird die Kernmembran undeutlicher, in vielen Fällen fast unsichtbar. In vielen Fällen kontrahiert sich das Kerngerüst in diesem Stadium, wobei die Kernmembran als eine deutlich doppelt konturierte Membran sichtbar wird.

Der Nukleolus wird während des Verdauungsprozesses immer kleiner, bis er auf dem Höhepunkt der Veränderung winzig klein erscheint.

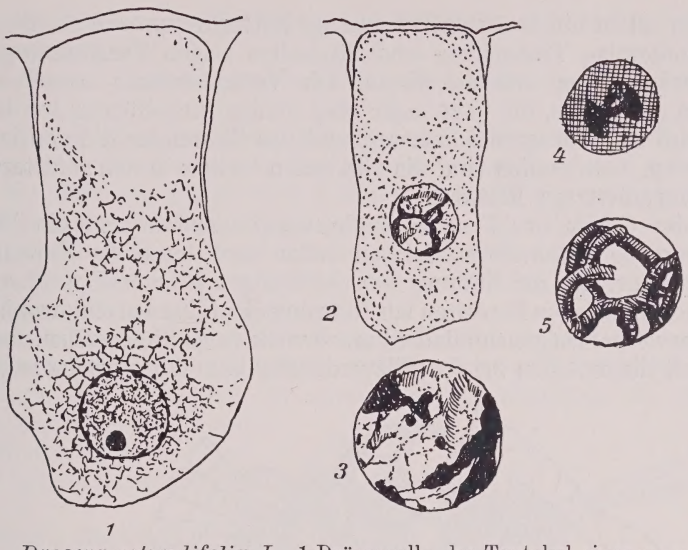


Abb. 74. *Drosera rotundifolia L.* 1 Drüsenzelle der Tentakel eines ungefütterten Blattes. 2. Drüsenzelle eines mit gekochtem Schinken gefütterten Blattes nach 40 Stunden. 3 der Kern einer Drüsenzelle wie unter 2, stärker vergrößert. 4 Drüsenzelle eines Tentakels von einem mit rohem Fleisch gefütterten Blatte nach 24 Stunden. Das Kerngerüst ist stark zusammengezogen, die Kernmembran beibehalten. Das Innere des Kerns ist von einer homogen erscheinenden braungefärbten Substanz erfüllt. (Färbung: Dreifarben-Flemming). 5 Kern eines Tentakels von einem mit Apfel gefütterten Blatt nach 8 Stunden. Das Liningerüst und der Nukleolus nicht gezeichnet. (Nach Rosenberg 1899.)

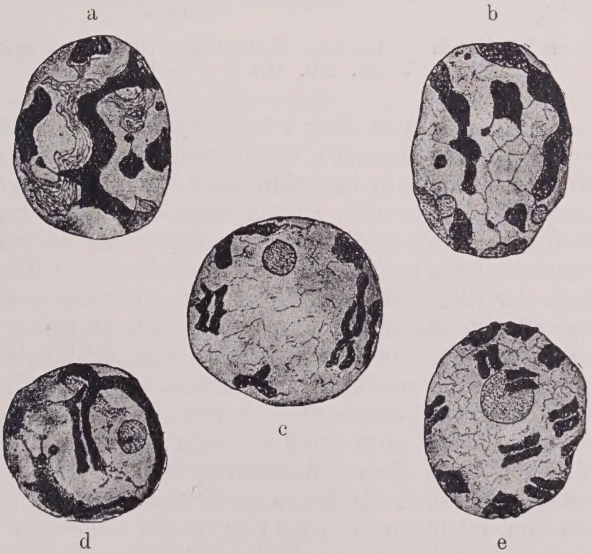


Abb. 75. *Drosera obovata.* Kerne der Tentakeln. a und b gereizt durch Füttern mit Pepton; c und d desgl. mit „Nahrungsdotter". *Drosera rotundifolia.* e Kern aus der Spitze einer in Peptonlösung untergetauchten Wurzel. Vergr. ca. 3000. (Nach Rosenberg.)

Nicht allein die Drüsenzellen sind am Fütterungsprozeß beteiligt, auch die Endodermis-, Tracheiden- und Stielzellen zeigen Veränderungen, die im Zusammenhang hiermit stehen. Die Veränderungen betreffen meist die Form der Kerne, die jetzt mehr oder weniger kugelförmig werden. Zugleich wird das Kerngerüst lockerer, und das Chromatin differenziert sich zu Körnern. Gewöhnlich sind die Nukleolen kleiner in den gefütterten als in den ungefütterten Blättern.

In das Gebiet der Ernährungsphysiologie gehören auch die Pflanzengallen und die Mykorrhizen. Bei den Gallen wird durch den Parasiten ein Reiz ausgeübt, der zur Bildung von vielkernigen Riesenzellen führt, deren reichlicher Inhalt dem Parasiten zur Nahrung dient, bei den endotrophen Mykorrhizen verursacht gleichfalls der Parasit vielkernige Riesenzellen, doch wird der Inhalt dieser Zellen bei der Pilzverdauung dem Wirte wieder zugeführt.

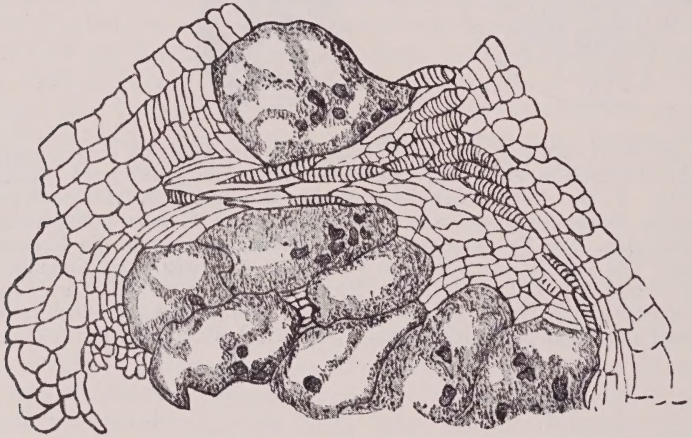


Abb. 76. *Circaea lutetiana.* Vielkernige Riesenzellen im Plerom der *Heterodera*-Gallen. Vergr. 170. (Nach Tischler.)

Zytologische Mitteilungen über Pflanzengallen liegen besonders von Tischler (1902) vor. Nachdem schon von Molliard (1900) über eigenartige Amitosenbildung in den zahlreichen durch *Heterodera* verursachten „Riesenzellen" bei *Cucumis*, *Coleus* usw. berichtet war, und auch Treub (1886) für *Heterodera javanica*, die Gallen an Zuckerrohrwurzeln hervorruft, ähnliche Angaben gemacht hatte, stellte Tischler fest, daß für die Anfänge der Riesenzellen die Vermehrung der Kerne durch Mitose erfolgt. Diese soll nun durch den Parasiten bereits in einem sehr frühen Stadium gestört werden. Die öfters vorhandenen „Ballungsstadien", die wir bei den Mykorrhizen werden kennen lernen, sollen möglicherweise als Beispiele für eine solche Störung anzusehen sein. Die weiteren Kernteilungen in den Riesenzellen sollen nun durch typische Amitosen erfolgen.

Schließlich hört auch diese Teilungsweise auf und es erscheinen Amitosen durch Knospung, d. h. die Kerne lassen gleich auf einmal eine ganze Anzahl Kerne neu entstehen. Tischler macht selbst die Bemerkung, daß einige Figuren in ihm zeitweise die Vorstellung erweckten, als ob wir es mit Kernverschmelzungen zu tun hätten, aber da er alle Übergänge treffen konnte, und vor allem, da später mehr und nicht weniger Kerne in einer Zelle liegen, verwirft er diesen Gedanken. Hierauf folgen schon Chromato-

lysen; bevor jedoch eine völlige Desorganisation des Kernes eintritt, begegnen wir Fragmentationen.

Über weitere Untersuchungen an *Heterodera*-Gallen berichtet N ě m e c (1910).

Sobald sich die Larve von *Heterodera radicicola* mit ihrem Kopfende im Plerom von *Clerodendron fragrans* festgesetzt hat, beginnen sich gleich die ihre Mundöffnung umgebenden Zellen zu vergrößern, ihr Plasmagehalt nimmt zu und ihre Kerne beginnen sich zu teilen, ohne daß dabei Scheidewände gebildet werden. Es entstehen so junge vielkernige Zellen, welche höchstens sechzehn Kerne enthalten. Die Kernteilung ist karyokinetisch, jedoch bekommt man die Teilungen sehr selten zu sehen. Die Kerne verschmelzen dann meist zu einem einzigen. Die Verschmelzung kann schon sehr früh anheben, sie kann gleich nach der Kernteilung stattfinden, wobei Tochterkerne die ersten sind, die miteinander verschmelzen. Es ist wohl möglich, daß dies damit zusammenhängt, daß dieselben einander am nächsten gelegen sind.

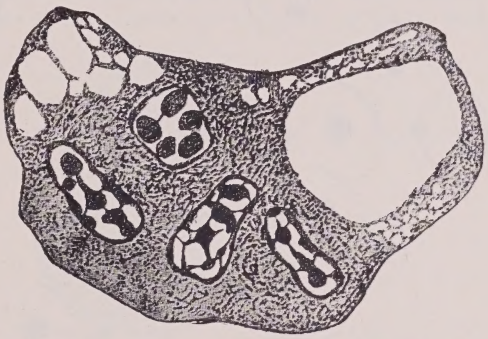


Abb. 77. *Circaea lutetiana*. Zelle aus dem Plerom einer Wurzel, die durch das Eindringen einer *Heterodera* „gereizt" war. (Nach T i s c h l e r.)

Weitere Beobachtungen stellte N ě m e c bei *Coleus hybridus* an. Auch hier vergrößern sich die Kerne, teilen sich mehrfach mitotisch, ohne daß Scheidewände entstehen, und bilden sehr lange schlauchförmige Zellen, in denen nicht alle Teilungen in demselben Stadium sind. Sehr früh treten in solchen Zellen Kernverschmelzungen auf. In anderen Zellen verläuft der Teilungsvorgang gleichzeitig und die Riesenzellen enthalten ziemlich gleichgroße und gleichmäßig verteilte zahlreiche Kerne. Später erfolgen Kernverschmelzungen, so daß die Zellen schließlich nur 1—3 Kerne enthalten. Dann schwindet allmählich das Zytoplasma aus der Zelle, die kleinen wabenartigen Vakuolen vergrößern sich und verschmelzen miteinander, der Kern rückt zur Zellwand, schrumpft stark und stellt schließlich eine homogene, stark färbbare, unregelmäßig gestaltete Substanz vor, die der Wand anliegt.

Ferner wurden die Gallen von *Pulsatilla vulgaris* (*grandis*) untersucht (siehe auch Abb. 65). Die Kerne der Riesenzellen sammeln sich in der Mitte der Zelle an; sie sind nicht mehr rundlich, sondern in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher zum Zentrum des Haufens gerichtet ist. Ihre schnabelförmigen Fortsätze berühren sich dann und die Kerne können zu einem einzigen großen Klumpen verschmelzen, an dem es schwer zu entscheiden ist, ob er einen einzigen oder mehrere dicht aneinander gepreßte Kerne vorstellt.

Ferner wurde Kernverschmelzung in den Riesenzellen der Gallen von *Phlomis tuberosa*, *Cissus hydrophorus*, *Laportea gigas*, *Gardenia florida*, *Washingtonia* (*Pritchardia*) *robusta*, *Impatiens Sultani* und *Vitis gongylodes* festgestellt.

Bei *Phlomis*, *Laportea* und *Vitis* sollen in die Riesenzellen Thyllen von den Nachbarzellen hineinwachsen, so daß die Riesenzellen zu einem kleinzelligen Gewebe zurückgebildet werden.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß in den vielkernigen Riesenzellen nicht stets alle Kerne miteinander verschmelzen, sondern nur diejenigen, die zu einem Haufen zusammengerückt sind; es können auch hier und da in der Zelle Kerne verschmelzen, ohne daß alle Kerne zu einem Haufen zusammenrücken. Dann findet man in der Zelle diffus verteilte Kerne von recht verschiedener Größe und Form.

Häufig werden an solchen Riesenkernen, z. B. bei *Vitis* Degenerationserscheinungen beobachtet, wogegen nicht verschmolzene Kerne noch ein

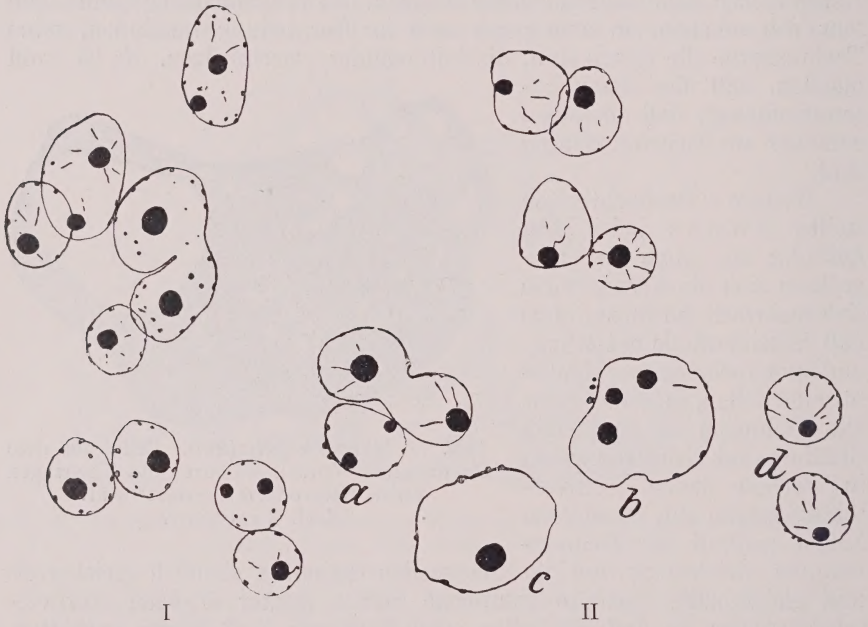


Abb. 78. *Pritchardia robusta.* I Kerne aus jungen *Heterodera*-Riesenzellen mit zahlreichen Chromatinkörnern. II Ältere Kerne mit austretenden Chromatinkörnern. (Nach Němec.)

gesundes Aussehen haben. Unterdessen beginnt das Zytoplasma aus den Riesenzellen zu schwinden, die Kerne rücken zur Zellwand und lösen sich auf. Doch können noch immer einige Kerne übrig bleiben, so daß dann solche plasmaarme Zellen auffallend spärliche Kerne — neben Resten von degenerierten Kernen — enthalten.

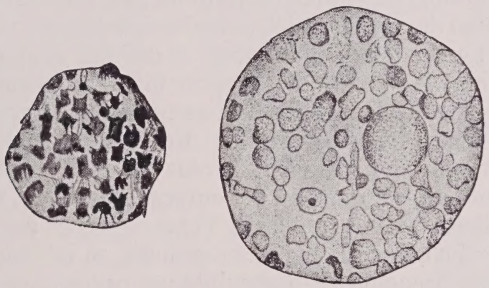
Bei *Pritchardia* beobachtete Němec auch Mitochondrien und ein Hinaustreten von Chromatinkörperchen aus dem Kern in das Zytoplasma.

Obgleich sehr viele Gallen untersucht wurden, findet man nur sehr spärlich Kerne der Riesenzellen im Teilungsstadium. Man könnte leicht, wenn man kein genügend großes Untersuchungsmaterial zur Verfügung hat, zur Überzeugung gelangen, daß es in den Riesenzellen überhaupt keine Mitosen gibt. Bedenkt man jedoch, daß die Kernteilung nur 2 Stunden dauert, wogegen die Riesenzellen sicher 1—2 Monate lang leben und wenigstens einen halben Monat zum Heranwachsen brauchen, während welcher

Zeit die Kernteilungen zu erwarten sind, so wird man zur Überzeugung kommen, daß die Teilungen in ziemlich großen Intervallen vor sich gehen, denn schon zehn simultane Kernteilungen genügen zur Erzeugung von 1024 Kernen.

Nach den Untersuchungen von Levine (1924) finden sich in pflanzlichem Tumorgewebe (Krongallen) keine multipolaren Spindeln und nichts, was den hyper- und hypochromatischen Zellen tierischen Krebsgewebes entsprechen würde. Auch echte vielkernige anaplastische Riesenzellen kommen im Crowngallgewebe nicht vor.

Das Verhalten des Kerns in der endotrophen Myorrhiza von *Neottia nidus avis* L. wurde von Magnus (1900) untersucht. Wenn die Kerne in der infizierten Wurzel kaum das Wurzelspitzenmeristem verlassen haben, beginnt sich in ihnen, in den weiter oben vom Pilz bewohnten Zellschichten, noch bevor sich die Zellen vergrößern, eine eigentümliche Veränderung bemerkbar zu machen. Ohne daß sich vorher der Kern erheblich vergrößert, treten durch das ganze Gerüstwerk immer größere und



a b

Abb. 79. *Neottia nidus avis*. Kern einer durch Eindringen seitens des Mykorrhiza-Pilzes „gereizten" Zelle. Höhepunkt der Chromozentrenbildung. a nach einem fixierten Präparat; b nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 1000 (Nach W. Magnus.)

größere Chromatinkörnchen auf, während andere verschwinden, so daß das Netzwerk weitmaschiger wird und erheblich weniger Ecken mit Chromatinkörnchen vorhanden sind. Die Körner wachsen heran und sind jetzt mit ziemlich starken Fäden untereinander verbunden, die ihnen ein sternförmiges Aussehen verleihen. Schließlich werden aber auch diese Fäden noch teilweise eingezogen, und das Gerüst besteht eigentlich nur noch aus ziemlich abgerundeten, nicht allzu zahlreichen großen, mit wenig Fäden verbundenen Chromatinballen, die einen ihrem eigenen Durchmesser ungefähr gleichbreiten Zwischenraum zwischen sich frei lassen. So haben die Kerne ein von der gewöhnlichen Struktur gänzlich abweichendes, merkwürdiges Aussehen bekommen. Während dieser Ballung hat der Umfang des Kernes beträchtlich zugenommen. Die ganze Erscheinung der „Chromatinansammlung" oder des „Ballungsstadiums" ist von allen vielleicht die regelmäßigste, denn ganz fehlt sie in keiner Wurzel. Ziemlich rasch vollzieht sich nun eine durchgreifende Änderung der Struktur. Die Grundsubstanz des Kerns färbt sich sehr dunkel, während überall kleine Chromatinkörnchen auftreten und die großen Ballen kleiner werden. Stets parallel diesen Veränderungen verliert der Kern seine bisher durchaus regelmäßige runde Gestalt; er wird länglich, schnürt sich dann oft in der

Mitte ein, so daß bretzel- oder lemniskatenähnliche Formen entstehen. Oft sind die Hälften gleich, aber auch mehr oder weniger ungleich, doch wird die Einschnürung wohl nie bis zur Fragmentierung getrieben.

Von nun an ist zwischen dem Entwicklungsgang der Kerne der Verdauungszellen und der Pilzwirtzellen zu unterscheiden. In den Verdauungszellen entwickeln sich aus den nur eingeschnürten Formen der Kerne weiter breite Verzweigungen und Fortsätze, die dem anfangs wohl in der Mitte der Zelle liegenden, von Hyphen rings umschlossenen Zellkern ein amöbenartiges Aussehen verleihen. In den seltensten Fällen kann die Bewegung bis zur Fragmentation getrieben werden. Die Struktur der Kerne hat inzwischen ein ganz verändertes Aussehen bekommen. Unregelmäßige dichte und dünne durcheinanderliegende Chromatinkörnchen lassen seine Struktur großkörnig flockig erscheinen, während ein fädiges Netzwerk so gut wie gar nicht hervortritt. Dazwischen liegen erheblich größere runde Chromatinkugeln, die jedoch von den großen Nukleolen — im Maximum bis acht — deutlich unterscheidbar sind. Höchstwahrscheinlich entstehen die Nukleolen hier durch Neubildung, nicht durch Teilung aus vorhandenen. Während die Hyphen sich aufzulösen beginnen, werden jene Fortsätze der Kerne immer feiner und feiner, so daß der Kern auch bei starker Vergrößerung noch wie fein gezähnelt erscheint. Auch treten Fälle auf, wo ein völlig runder Kern nach allen Richtungen ganz feine Fortsätze entsendet.

Jetzt oder schon früher kann der Kern, immer in amöbenartigen Formen, sich aus dem Hyphenknäuel heraus begeben, er plattet sich dann oft an der Zellwand ab, während an der entgegengesetzten, in das Zellinnere hineinragenden Seite weiter amöboide Verzweigungen auftreten. Ist, was oft geschieht, der Zellkern in eine Ecke gerückt, so ist das Bild besonders eigentümlich. Nach beendeter Klumpenbildung rundet sich der Kern meist allseitig ab und verharrt so bis zum Absterben der Wurzel, der Zellwand angelagert.

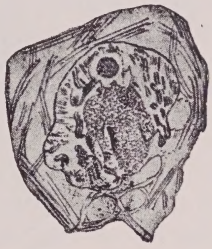
In den sich bildenden Pilzwirtzellen rundet sich der Kern fast stets ab oder zeigt durch sehr geringe Verzweigungen nur schwache Bewegung an; er ist schon jetzt durchschnittlich kleiner als die Kerne gleichaltriger Verdauungszellen. Seine Struktur ist anfangs ungefähr wie die der Kerne der Verdauungszellen großkörnig-flockig, ohne jedoch wie jene unter Umständen eine feinkörnige Chromatinstruktur in dunkler Grundsubstanz anzunehmen. Späterhin bekommt er ein ziemlich schwach färbbares feines Chromatingerüst, in dem große und unregelmäßige Chromatinballen und Körner eingelagert sind und dessen Membran sich sehr scharf abhebt. Bald hat er seine runde Form verloren, die mehr eckig und faltig wird, ohne jedoch an amöbenartige Bewegungen zu erinnern. Im Alter wird er kleiner und chromatinärmer, seine Umrisse undeutlich, bis er zuletzt ganz verschwinden kann, jedoch meist ohne vorher chromatolytische Todeserscheinungen zu zeigen.

Bei *Orchis maculata* besitzen nach Magnus (1900) die Kerne einer infizierten Wurzel schon, wenn sie kaum das Wurzelmeristem verlassen haben, die Größe der größten Kerne einer nicht infizierten Wurzel. Die Chromatinkörnchen an der Peripherie haben sich sehr bedeutend vergrößert, so daß man sie für Chromosomen hatten könnte, wenn nicht auch im Innern des Kerns einzelne Chromatinbrocken sichtbar wären. Kurz unter den neuinfizierten Verdauungszellen werden diese Chromatinkörner in der sich dunkel färbenden Grundsubstanz undeutlich, während zu gleicher Zeit der Kern sich einschnürt, oft sich dabei eigentümlich um sich selbst windet, so

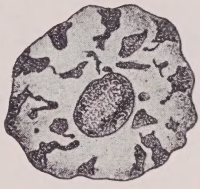
daß wie dreikugelige Formen entstehen können. Zu dieser Zeit ist der Kern von einem sich ziemlich intensiv färbenden Plasma umgeben. Häufiger führen diese Einschnürungen zur Fragmentation. In den nunmehr bedeutend vergrößerten Kernen der Verdauungszellen mit einem sehr großen Nukleolus wird dann die Grundsubstanz bald heller, und dicke, den ganzen Kern durchsetzende Chromatinstränge werden sichtbar, die auch im lebenden Material scharf hervortreten.

In der infizierten Wurzel von *Listera ovata* wächst nach Magnus (1900) der Kern sehr schnell in den mittleren, später klumpenführenden Zellen heran. Anscheinend ohne Zwischenstadium wird die Gerüststruktur grobkörnig wie in den Verdauungszellen bei *Neottia*. Unterhalb der ausgebildete Klumpen führenden Zellen rückt er in die Mitte der Zelle, schnürt

a



b



c

d

Abb. 80. a und b *Neottia nidus avis*; c und d *Orchis maculata*. a Pilzwirtzelle. Vergr. 1000. b Verdauungszelle. Der Kern umgibt ringförmig den verdauten „Klumpen" von Pilzsubstanz. Vergr. 420. c Beginn der Chromozentrenbildung unter dem Einfluß der Infektion. Vergr. 1330. d Verdauungszelle. Starke Amöboidie. Vergr. 420. (Nach W. Magnus.)

sich schon jetzt oder auch erst später ein und wird sehr häufig fragmentiert, so daß die Verdauungszellen sehr oft zwei sehr große Kerne enthalten. Die Bewegung des Kerns geschieht augenscheinlich nur in der ganzen Masse des Kerns, da keine eigentlichen Fortsätze sichtbar sind. Häufig ist nur eine sackförmige Form, in der die Spitze entgegen der Bewegungsrichtung liegt und nicht etwa als Hälfte eines fragmentierten Kerns aufzufassen ist. Wird nur ein kleines Stück vom Kern abgeschnürt, färbt sich dies oft sehr dunkel im Gegensatz zum übrigen Kern.

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten des Kerns in der endotrophen Mykorrhiza von *Podocarpus*. Die Wurzelknöllchen bei *Podocarpus* stellen eine Modifikation der Seitenwurzeln dar und sind an den Mutterwurzeln in zwei Reihen dicht angeordnet. Die kräftigen Myzelien des endophytischen Pilzes erfüllen in dichtem Knäuel alle geräumigen Knöllchenzellen (Rindenparenchym), bis auf die Endodermis. Die letztere und die Zentralzylinderelemente sind niemals vom Pilz infiziert. Einige der äußersten Zellschichten der Knöllchen beherbergen jedoch meist keine oder nur spärliche derbe Pilzfäden, die eine ungemein dicke Wandung besitzen.

Die neugebildeten Knöllchen erreichen zuweilen ihre volle Größe, trotzdem keine Spur von Pilzinfektion zu finden ist.

Nach Spratt (1912) werden die Knöllchen nicht durch einen Fadenpilz, sondern ein stickstoffassimilierendes Bakterium, *Pseudomonas radicicola*, hervorgerufen. In zytologischer Hinsicht steht Spratt betreffs des Zustandekommens der Mehrkernigkeit der Knöllchenzellen auf dem Standpunkt Shibatas.

In den Wirtszellen ruft der eindringende Pilz nach den Angaben Shibatas (1902) eine auffallende Reaktion hervor. Das Zytoplasma wird vermehrt und sieht feinkörnig aus. Der Zellkern nimmt an Volumen zu und gestaltet sich unregelmäßig. Dann wird er in die Länge ausgezogen und

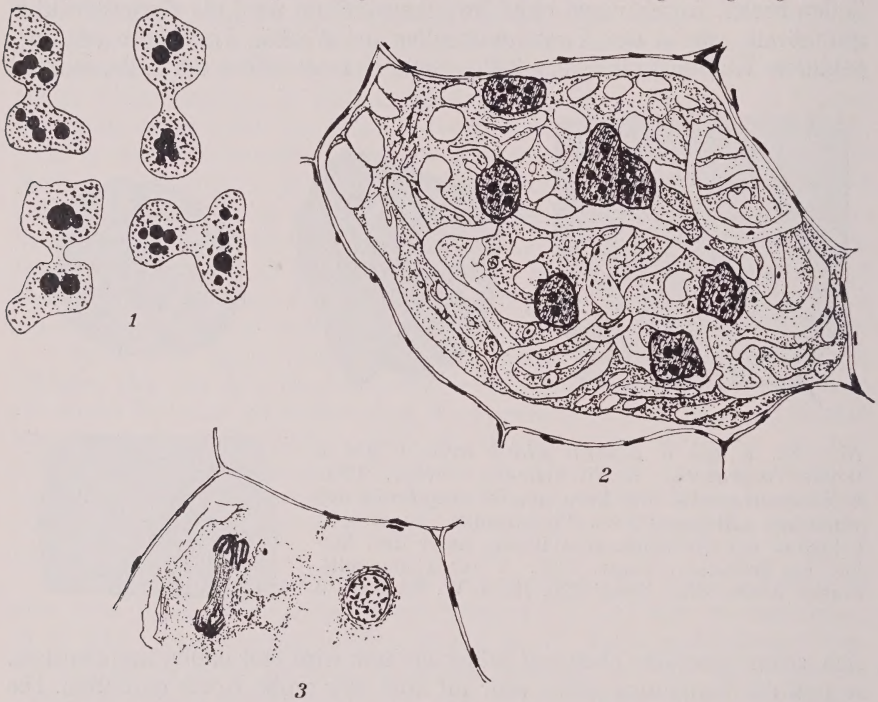


Abb. 81. *Podocarpus chinensis.* 1 Kerne in einer eben infizierten Zelle in verschiedenen Stadien der amöboiden Bewegung. Die Chromatinkörnchen und die Nukleolen sind unter beide Kerne fast in gleichem Maße verteilt. Vergr. 1250. 2 eine vom Pilzmyzel erfüllte Knöllchenzelle. Die vermehrten Kerne zerstreuen sich gleichmäßig in der Pilzmasse. Vergr. 780. 3 Teil einer Knöllchenzelle nach vollzogener Pilzverdauung. Der eine Kern hat sich mitotisch geteilt, ohne eine Zellplatte zu bilden, der andere befindet sich augenscheinlich in Prophase. Vergr. 780. (Nach Shibata 1902.)

schnürt sich in der Mitte ein. Der biskuit- oder hantelförmige Kern wird dann in seiner schmalen Verbindungsstelle zerrissen. Es liegt also nach Shibata hier eine ganz typische Amitose vor. Diese Prozesse sollen sich oft mehrmals in derselben Zelle wiederholen, so daß jede vom Pilzmyzel erfüllte Zelle schließlich zwei bis mehrere Kerne erhält; es wurden bis zu acht Kernen in einer Zelle gezählt. Die Teilkerne rücken auseinander und verteilen sich gleichmäßig in dem Myzelknäuel in der Zelle. Die so vermehrten Kerne nehmen oft amöboide Gestalt an und gleichen ungefähr einander in ihrer Größe und Struktur. Da Shibata bei Durchmusterung seiner Präparate in diesem Stadium kein einziges Mal die karyokinetische Figur

antraf, so nimmt er an, daß die Kernvermehrung ausschließlich durch Amitose erfolge. Mit der Vermehrung der Kerne geht die Veränderung des tinktionellen Verhaltens der Kerne. Die Grundsubstanz der Kerne nimmt immer begieriger Farbstoffe auf, so daß zuletzt der ganze Kern wie eine kompakte chromatische Masse aussieht, in welcher einzelne Chromatinkörner und Nukleolen nur mit Schwierigkeit unterschieden werden können.

Während die Pilzverdauung stattfindet, beharren die Zellkerne in so hochgradig verändertem Zustand. Gegen das Ende des Prozesses verlieren jedoch die Kerne die Färbbarkeit ihrer Grundsubstanz und runden sich wieder ab. Also in solchen vielkernigen Knöllchenzellen, in welchen die Pilzmyzelien bis auf einen unscheinbaren Rest verschwunden sind, erscheinen die Kerne ganz normal und sehen gleich denen im Ruhezustand aus. Das weitere Schicksal der mehrzähligen Kerne in solchen entleerten Knöllchenzellen bietet einiges Interesse dar. Sehr oft trifft man in solchen Zellen Kerne an, die in innigem Kontakt in einer gemeinsamen, dichten Plasmamasse eingebettet liegen. Ob dieses schließlich zur Verschmelzung führt, kann Shibata nicht angeben. Während die meisten dieser Kerne ohne weiteres desorganisieren, trifft man oft in denselben Zellen ungemein hypertrophierte Kerne an, um welche sich dichte Plasmamassen ansammeln. Derartige Kerne gehen sofort zur Prophase über und teilen sich in normaler Weise mitotisch unter Ausbildung von zwölf Tochterchromosomen. Doch bleibt die Differenzierung der Spindelfasern aus; an deren Stelle sieht man die homogene, zum Teil vakuolige Kinoplasmamasse, die mit Gentianaviolett leichte Färbung annimmt. Ferner kommt die Zellplatte nie zur Ausbildung. Diese eben durch Karyokinese geteilten Kerne teilen jedoch das gleiche Schicksal mit ihren Schwesterkernen und eilen sogleich zur Degeneration in den kollabierenden Knöllchenzellen. Es soll hier also normale Mitose in den Kernen auftreten, die vorher durch wiederholte amitotische Teilung entstanden sind.

Strasburger (1907) nimmt in seiner Arbeit „Einiges über Characeen und Amitose“ auf Grund seiner Untersuchungen, ebenfalls an, daß die Kerne in den Knöllchenzellen sich amitotisch teilen, hatte aber bei *Podocarpus chinensis* Wall. und *Podocarpus macrophylla* Don. keine nachträglichen Mitosen gefunden. In seiner Veröffentlichung „Über die Individualität der Chromosomen usw.“ nimmt Strasburger (1907) an, daß die Teilungsfigur, in der Shibata zwölf Chromosomen zählte, einem Kern angehörte, der einer Verschmelzung aller zuvor durch Fragmentation in der Zelle entstandenen Teilkerne seine Entstehung verdankte. Es könnten hier möglicherweise auch Teilungsfiguren angetroffen werden, die weniger Chromosomen führen, in Fällen nämlich, wo die Desorganisation des einen oder anderen Teilkerns in der Zelle dem Verschmelzungsvorgang vorausging, denn es dürften dann die zurückgebliebenen Kerne nicht imstande sein, die fehlenden Chromosomen zu ergänzen.

Im Jahre 1908 berichtete Strasburger über neue Untersuchungen und fand im Anfang September bei *Podocarpus latifolia* auch mitotische Teilungen in einzelnen Zellen von ausgewachsenen Knöllchen. Soviel derartiger Knöllchen er aber auch studierte, so vermochte er sich in keinem Falle davon zu überzeugen, daß ein in ihnen sich mitotisch teilender Kern ein Verschmelzungsprodukt amitotischer Teilkerne sei. Daß andererseits ein solcher in erneute Mitose eingetretener Kern etwa nur einem der amitotischen Teilkerne entsprechen sollte, erschien durch die Untersuchung ganz

ausgeschlossen. Strasburger kommt daher zu dem Ergebnis, daß die in der Mitose innerhalb ausgewachsener Knöllchen angetroffenen Kerne sich zuvor überhaupt nicht amitotisch geteilt hatten und wohl auch nicht extreme Veränderungen ihres Inhaltes erfahren hatten. Gerade in solchen Knöllchen, die nur zu einem gewissen Grade infiziert waren, traten die nachträglichen Mitosen besonders oft auf. Die Teilungsbilder verhielten sich so, wie dies Shibata schildert: Die Spindelfasern und der Phragmoplast waren mangelhaft entwickelt, meist fehlte jede Andeutung der Zellplatte, nie kam es zu einer darauf folgenden Zellteilung. Im Gegensatz zu Shibata stellte Strasburger als diploide Chromosomenzahl auch in den nachträglichen Mitosen der Knöllchenzellen die Zahl 16 fest.

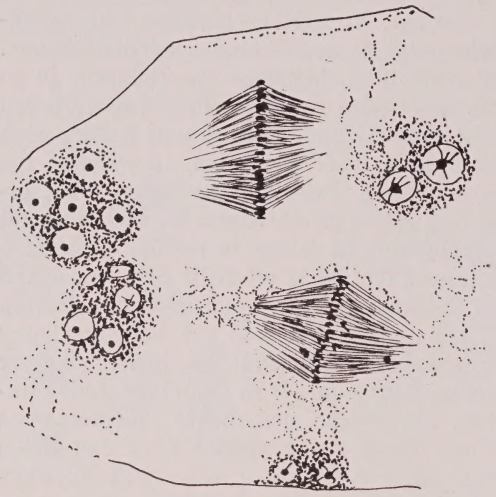


Abb. 82. *Veronica chamaedrys.* Mitotische Teilung in einer vielkernigen Riesenzelle der durch *Sorosphaera Veronicae* erzeugten Galle. (Nach Blomfield und Schwarz 1910.)

Aus diesen Erklärungsversuchen ist jedenfalls zu sehen, daß Strasburger die Annahme Shibatas, ein durch Amitose geteilter Kern könne sich nachträglich wieder mitotisch teilen, ablehnt. Aber auch die Erklärung Strasburgers ist unzutreffend. Denn Strasburger nimmt ebenso wie Shibata an, daß die Vielkernigkeit in den Knöllchenzellen durch Amitose entstände und wir finden (siehe im besonderen Fig. 16 bei Shibata), daß in den mehrkernigen Zellen nachträglich Mitosen auftreten, wie dies Shibata auch besonders hervorhebt. Daraus ergibt sich: Entweder kommt die Mehrkernigkeit der Knöllchenzellen durch Amitose zustande, wie dies Shibata und Strasburger annehmen, dann haben sich die in Mitose angetroffenen Kerne vorher amitotisch geteilt, und die Hypothese Strasburgers, daß die Mitosen nur in solchen Kernen aufträten, die sich nicht vorher amitotisch geteilt hätten, ist unzutreffend; oder aber die Vielkernigkeit der Knöllchenzellen kommt nicht durch amitotische Kernteilung zustande.

a b

Abb. 83. *Psilotum triquetrum.* a Kern einer infizierten Zelle mit zwei danebenliegenden Hyphen; b desgl. ohne solche. Die Chromatinansammlung in besonderen Zentren ist sehr ausgeprägt. Vergr. 1250. (Nach Shibata.)

Schürhoff (1919) konnte dann im besonderen bei *Podocarpus salignus* D. Don. nachweisen, daß die Vielkernigkeit der Knöllchenzellen auf mitotischem Wege entsteht und die amitoseähnlichen Bilder der Ausdruck einer amöboiden Bewegung des Kerns sind, wie es auch Magnus für die Kerne der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia Nidus avis* gefunden hatte. Die diploide Chromosomenzahl wurde bei *Podocarpus salignus* zu 24 ermittelt, was mit den Angaben von Burlingame (1908) für *Podocarpus Totarra Hallii* und *Podocarpus nivalis* übereinstimmt, während nach Tischler (1915) die Angaben von Shibata und Strasburger revisionsbedürftig sind.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Podocarpus* und den *Heterodera*-Gallen finden wir bei den durch *Sorosphaera Veronicae* bei *Veronica chamaedrys* erzeugten Tumoren. Auch hier bilden sich nach Blomfield und Schwarz (1910) Riesenzellen, die durch Mitose vielkernig werden. Die Kerne erreichen eine riesenhafte Größe. Am Ende des vegetativen Stadiums des Pilzes sind die Kernteilungen am lebhaftesten. Mit dem Beginn des reproduktiven Stadiums des Pilzes läßt die Aktivität der Zellen nach, und nach der Bildung der Sorosphären finden sich nur wenige atrophierte und degenerierte Kerne in den infizierten Zellen.

In der Mykorrhiza von *Thismia* kommen nach Meyer (1910) ähnliche Erscheinungen der Verdauung des Endophyten vor, wie sie von Magnus bei *Neottia Nidus avis* und von Shibata bei *Podocarpus* und *Psilotum* beschrieben wurden. Doch vergrößert sich der Kern bei *Thismia* nur wenig, und auch die Chromatinkörner werden nur wenig größer. Die Rolle der „Pilzwirtzellen" spielen die Zellen der folgenden Schicht mit dichten Knäueln aus dünnen, stark geästeten Hyphen. In diesen Zellen kommt Verdauung des Pilzes niemals vor. In den tiefen Schichten der Rinde des Rhizoms, wo die Bläschen gebildet werden, bleiben im Gegensatz hierzu die Wirtzellen siegreich, von welchen die Bläschen allmählich verdaut werden. Diese Zellen sind demnach die „Verdauungszellen".

Bei *Burmannia javanica* kommen nach Meyer (1910) dreierlei Zellen vor: Zellen, deren Raum völlig von dichten Knäueln dünner sich verrankender Hyphen ausgefüllt ist, Zellen, wo der Knäuel aus dichteren Hyphen besteht und lockerer ist, und endlich Zellen, wo eine scharf ausgeprägte Differenzierung der Hyphen eintritt. Es folgt bei dieser Art die Verdauung in allen vom Pilze eingenommenen Zellen, also sind alle Zellen Verdauungszellen. Die Verdauung tritt nicht in allen Zellen gleichzeitig ein, sie wird von starken Veränderungen im Kerne begleitet; diese bestehen in der Veränderung der äußeren Form, was auf eine amöboide Bewegung des Kerns zurückzuführen ist, in Hyperchromatie und Hypertrophie.

In der Mykorrhiza von *Alnus* ruft nach Wolpert (1909) der eindringende Pilz eine eigentümliche Umgestaltung des Zellkernes hervor. Dieser nimmt zunächst bedeutend an Volumen zu und zeigt später eine mehr oder weniger gekrümmte amöbenartige Gestalt.

Das Verhalten der Kerne in den Knöllchenzellen von *Ceanothus americanus*, *Elaeagnus argentea* und *Myrica cerifera* beschreibt Arzenberger (1910). Bei der Verdauung treten hier amöboide Kernformen auf. Die Pilzwirtzellen bleiben einkernig.

Vielkernige Riesenzellen treten nach Toumey (1900) auch in den „crowngalls", dem Wurzelkropf auf, der in Amerika die verschiedensten Obstbäume heimsucht und durch einen Myxomyzeten verursacht wird. Die

vielkernigen Riesenzellen sollen sich durch nachträgliche Querwandbildung wieder zu einkernigen Zellen umwandeln. Diese Angabe scheint indessen recht zweifelhaft zu sein. Vielleicht handelt es sich um Thyllenbildung, wie sie von Němec bei den Gallen von *Heterodera* beschrieben wird.

Anders verhalten sich nach Nawaschin (1899) die Kerne in den von *Plasmodiophora* befallenen Zellen von *Brassica*.

Wenn sie sich teilen, so geschieht dies immer auf mitotischem Wege. Der Kern der schon stark hypertrophierten Zellen zeigt sich beträchtlich vergrößert, ist dabei aber inhaltsärmer geworden, so daß bald von Chromatin nichts mehr in ihm zu sehen ist. Schließlich degeneriert er vollständig, treibt verschiedentlich Auswüchse oder wird an einigen Stellen eingeschnürt, ohne jedoch sich amitotisch zu teilen, und sieht einem zusammengefallenen, faltigen Schlauch ähnlich, der ein bis mehrere Nukleolen oder auch zahlreiche kleinere, erythrophile Körner in sich bergen kann.

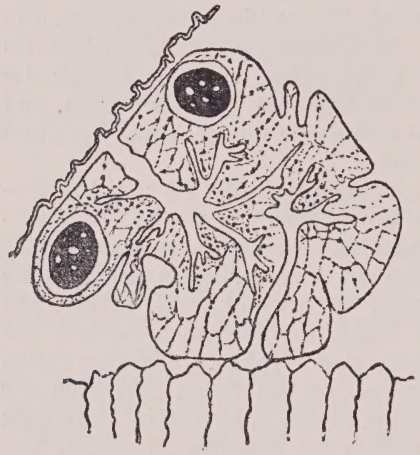


Abb. 84. *Mercurialis perennis.* Kern einer Zelle, die von *Synchytrium Mercurialis* infiziert ist; er liegt zwischen zwei *Synchytrium*-Sporen und weist zwei „Kanalsysteme" auf. Das eine *Synchytrium* ist quer, das andere tangential vom Schnitte getroffen. Vergr. 1000. (Nach v. Guttenberg.)

Wie bei *Brassica* bleiben auch, wie Peirce (1902) angibt, die durch Bakteroiden infizierten und zur Hypertrophie gebrachten Zellen der *Leguminosen*-Knöllchen einkernig. Auch hier degeneriert der Kern bald, doch so, daß zunächst der Nukleolus, dann die übrige Kernmasse gänzlich verschwindet, um eine Höhlung im Plasma freizulassen.

Besonders merkwürdig sind die Kerne, die sich nach den Angaben v. Guttenbergs (1909) in den von *Synchytrium Mercurialis* bewohnten Zellen von *Mercurialis perennis* finden. Die Kerne liegen unmittelbar an den Parasiten angeschmiegt und sind von einem reich verzweigten Kanalsystem durchzogen, das gegenüber dem Parasiten mündet. Liegen zwei Parasiten in der nämlichen Wirtszelle, so hat ihr Kern zwei Kanalsysteme aufzuweisen (siehe Abb. 84). Die Kerne können einen Durchmesser bis 60 μ erreichen, so daß ihr Volumen das 250fache des normalen Kernvolumens beträgt.

Ferner beobachtete v. Guttenberg (1905), daß die Kerne in Zellen von *Zea Mays*, die von *Ustilago maydis* infiziert waren, überhaupt kein Chromatin mehr erkennen ließen.

Bei *Alnus incana* verwandeln sich die Kerne nach Infektion durch *Exoascus amentorum* in eine die Zelle fächernde Querplatte (v. Guttenberg 1905).

Das Verhalten der Kerne in solchen Blattzellen, die von Pilzen befallen waren, studierte Reynold (1912). In vielen Fällen fanden sich keine Besonderheiten, in anderen Fällen war der Kern vergrößert, es traten zwei- bis dreikernige Zellen auf (z. B. bei *Viola cucullata* infolge Infektion mit *Puccinia violae*), die Kerne hatten gelegentlich unregelmäßige Form, die eine Fragmentation wahrscheinlich machte.

Hier sind endlich die Fälle zu erwähnen, in denen aus dem Kern ungelöste Substanzen abgegeben werden, die zu Ernährungszwecken Verwendung finden. Vor allem wurde das Austreten ungelöster Substanz bei den Endospermkernen beobachtet, z. B. von Schmid (1906), Wurdinger (1910), v. Derschau (1915) usw. Besonders interessant sind

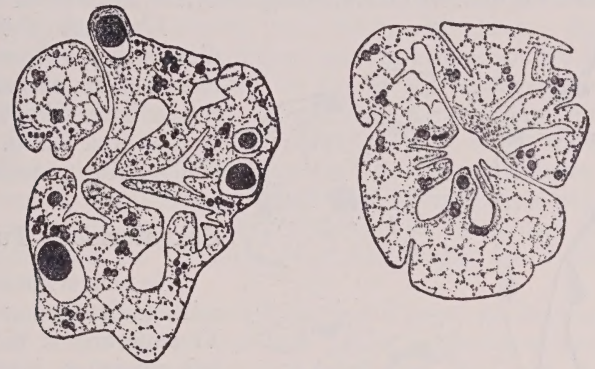


Abb. 85. *Adoxa moschatellina.* Kern einer Zelle, die von *Synchytrium anomalum* infiziert ist. Sehr ausgesprochene „Kanalsysteme" in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Vergr. 1000. (Nach v. Guttenberg.)

aber die Angaben Ikenos (1898) über das Austreten halbflüssiger Substanzen aus den Kernen der Wandungszellen und dem Zentralkern bei *Cycas revoluta.*

Von ganz besonderer Wichtigkeit ist ferner die Beobachtung, daß die Kerne in solchen Zellen, die einen ganz besonders lebhaften Stoffwechsel zeigen, eine Verdopplung ihrer Chromatinzentren zeigen. So beobachtete

a b c

Abb. 86. *Zea Mays.* Kerne einer *Ustilago*-Galle. a und b aus der Epidermis der Innenseite, c aus dem Blattparenchym. Vergr. 1000. (Nach v. Guttenberg.)

Rosenberg (1904) bei den Kernen der großen Suspensorzelle von *Capsella bursa pastoris* eine Verdopplung der Prochromosomen.

Er äußert sich folgendermaßen: „In dem großen Kern der Schlauchzelle des Embryoträgers von *Capsella*, wo sicher ein reger Stoffaustausch stattfindet, kommt eine sehr interessante Erscheinung vor. Hier und da sieht man nämlich die Chromosomen deutlich segmentiert, wodurch sie wie längsgeteilte Chromosomen im Spiremstadium der Mitosen aussehen. Vielleicht ist dies ein Ausdruck besonders reger Nahrungsarbeit."

v. Guttenberg (1909) berichtet über eine Verdopplung der Prochromosomen in den von *Synchytrium anomalum* befallenen Zellen von *Adoxa*. Wir sehen hier, daß der ruhende Kern unter bestimmten Umständen die Fähigkeit hat, die Zahl der Chromosomen bzw. der Chromozentren zu vermehren, eine Wirkung, die jedoch viel häufiger durch eine Kernverschmelzung bzw. eine Kernteilung ohne Zellwandbildung erzielt wird.

Ebenfalls gehören hierher die Verdopplungen der Chromosomen im chalazalen Teile des Embryosackes von *Lilium*, *Tulipa* und *Scilla*, sowie bei einigen Antipodenkernen.

Abb. 87. *Capsella bursa pastoris*. Teile zweier Kerne aus der „Schlauchzelle" des Embryosuspensors, welche beträchtiche Amöboidie zeigen. (Nach Rosenberg.)

Sekretorische Funktionen.

In nahem Zusammenhang mit der Ernährung stehen die Veränderungen, die der Kern bei spezieller Anpassung an sekretorische Funktionen annimmt. Es handelt sich auch hier um eine erhöhte Tätigkeit des Kerns im allgemeinen und auf den Stoffwechsel der Zelle im besonderen. Wir sehen daher in Sekretzellen die gleichen Veränderungen des Kerns: eine wesentliche Zunahme der Chromatinsubstanz unter gleichzeitiger Abnahme der Nukleolarsubstanz.

Über das Verhalten der Kerne in den Septalnektarien der *Liliifloren*, berichtet Schmiewind-Thies (1897). Während der histologischen Differenzierung des Nektariums nehmen die Kerne meist an Größe zu und erreichen zuweilen einen ungeheuren Umfang (*Allium*, *Haemanthus*, *Pancratium*). Die Gestalt der Kerne ist rund oder oval; die Kernwandung glatt. Das Chromatin ist fein- oder grobkörnig, regellos gelagert oder netzmaschig verbunden. Die Zellkerne der Sekretionsgewebe zeichnen sich überall vor denen des Parenchyms durch ihren größeren Gehalt an Chromatin aus. Die Zahl der Nukleolen nimmt in manchen Fällen zu.

Im Stadium der abschließenden histologisch-physiologischen Ausbildung des Sekretionsgewebes erfahren die Zellkerne große Gestalts- und Strukturveränderungen. Die Kernwandung wird teilweise resorbiert. Die Zellkerne nehmen unregelmäßige Formen an; häufig sind sie mannigfach gebuchtet, gelappt, eingeschnitten, zackig, strahlig, verzweigt (*Funkia*, *Hemerocallis*). Die Nukleolen nehmen an Zahl, Größe, Tinktionsvermögen ab.

Nach der Anthese, auf dem Höhepunkt bzw. am Schluß der Sekretion, bleibt die Gestalt der Zellkerne entweder oval, oder sie weist die unregelmäßigen Formen des vorigen Stadiums in erhöhtem Grade auf. Die Kerne sind gezackt, gelappt, eingeschnürt, tief eingeschnitten, strahlenförmig, zerfetzt, verzweigt; sie treiben pseudopodienartige Fortsätze und fingerförmige Ausstülpungen; zuweilen sind die Kerne stark zerklüftet und zerfallen in zwei bis drei Teilstücke; zuweilen umschließt die Kernsubstanz ringförmig eine große zentrale Vakuole; zuweilen zeigen die Kerne absonderliche

Formen. Die Kernwandung ist oft in ihrem ganzen Umfange aufgelöst und die Grundsubstanz der Kerne mit dem umgebenden Zytoplasma verschmolzen. Das Chromatin der Zellkerne und die Nukleolen zeigen die verschiedensten Auflösungserscheinungen.

Mehrkernige Sekretzellen kommen an den Griffelkanälen von *Sambucus* vor, wo sie zuerst von Lagerberg (1909) beobachtet wurden, der sie als „spezifisch leitendes Gewebe" bezeichnete und glaubte, daß die Kerne dieser Zellen ähnliche Veränderungen durchmachten, wie die Embryosackmutterzellkerne, obgleich sie nur bis zur Synapsis kämen. Von Schürhoff (1916) wurde indessen gezeigt, daß diese Zellen durch normale Mitosen, bei denen allerdings keine Zellwand ausgebildet wird, zweikernig werden, wobei es gelegentlich auch zu einer Kernverschmelzung kommt, obwohl meistens die Kerne getrennt bleiben. Die Sekretzellen liegen unmittelbar unter der Tapetenschicht des Griffelkanals und dienen zweifellos der Sekretausscheidung zur Leitung oder Ernährung des Pollenschlauches (siehe Abb. 62).

Die Kerne der Epidermiszellen des Scutellums, die Diastase erzeugen, zeigen nach Torrey (1902) eine bedeutende Größenzunahme zum Beginn der Tätigkeit. Sie degenerieren dann nach etwa 10 Tagen.

Eine besondere Rolle in der Ernährungsphysiologie spielen die Antipoden, da diese in manchen Fällen dazu bestimmt sind, entweder die Nährstoffe dem Embryosack zuzuführen oder unmittelbar dem Embryosack als Nährmaterial zu dienen. Näheres findet sich in dem Abschnitt über die Antipoden. Hervorgehoben zu werden verdienen die riesenhaften Antipoden der Ranunculaceen besonders auch deshalb, weil ihre Kerne eine Aussonderung der chromatischen Elemente zeigen, was wir bereits mehrfach als Ausdruck einer erhöhten ernährungsphysiologischen Tätigkeit des Kerns beobachten konnten. So beschreibt Schürhoff (1915) die Kerne der riesenhaften Antipoden von *Ranunculus acer* folgendermaßen: „In den größten Kernen ist der Kern anscheinend im Stadium der Prophase; die riesenhaften Chromosomen haben sich herausgesondert und sind miteinander nur noch durch kleine Brücken verbunden, die Kernwand ist häufig aufgelöst oder nicht mehr zu erkennen."

Abb. 88. *Ranunculus acer.* Antipod. Kern mit längsgespaltenen Chromosomen. Vergr. 750. (Nach Schürhoff 1915.)

Für die Nahrungszufuhr bzw. Aufnahme kommen ferner noch besonders die Haustorien in Betracht. Wir finden hier außerordentlich hypertrophierte Kerne mit besonders hervortretender Chromatinsubstanz. Das gleiche beobachten wir bei den Tapetenzellen der Antheren. Wir sehen hier ebenfalls, daß diese für die Ernährung aktiv tätigen Kerne das Bestreben haben, die Kernoberfläche außer durch Hypertrophie der Kerne auch durch Teilung und Bildung mehrkerniger Zellen zu vergrößern.

Wir finden also als Reaktion des Kerns auf Ernährungseinflüsse bzw. als Verhalten des Kerns bei der Regulierung intensiver Nahrungszufuhr: Vermehrung bzw. Verminderung der Chromatinsubstanz, Vergrößerung der Kerne, Hervortreten der Chromozentren, manchmal sogar das Hervortreten der Chromosomen, ferner Spaltung der Chromozentren und Spaltung der

Chromosomen ohne nachfolgende Kernteilung, dann Kernteilungen ohne Zellwandbildung und dadurch das Entstehen vielkerniger Zellen, amöboide

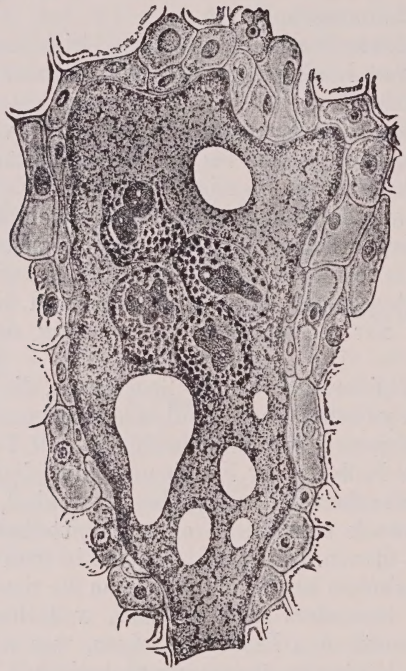


Abb. 89. *Veronica Chamaedrys.* Mikropylarhaustorium mit hypertrophierten Kernen. Vergr. 520. (Nach Schmid.)

Kernveränderungen usw. Dabei haben wir aber im Auge zu behalten, daß in vielen Fällen eine Kombination verschiedener physiologischer Aufgaben dem Kern zufällt. Dies gilt vor allem für die *Heterodera*-Gallen und

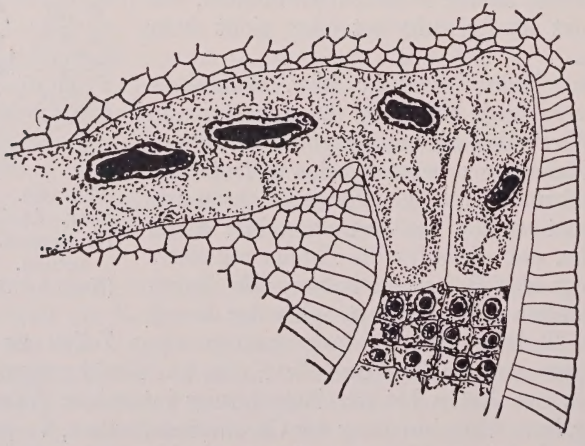


Abb. 90. *Alectorolophus hirsutus.* Mikropylarpartie des Endosperms mit Haustorium-Basis. Vergr. 400. (Nach Schmid.)

die von Pilzen befallenen Zellen. Auch ist zu betonen, daß diese Fälle eigentlich in das pathologische Gebiet fallen. Andererseits kann wohl die erste Ursache pathologischer Natur sein, diese aber setzt sich in

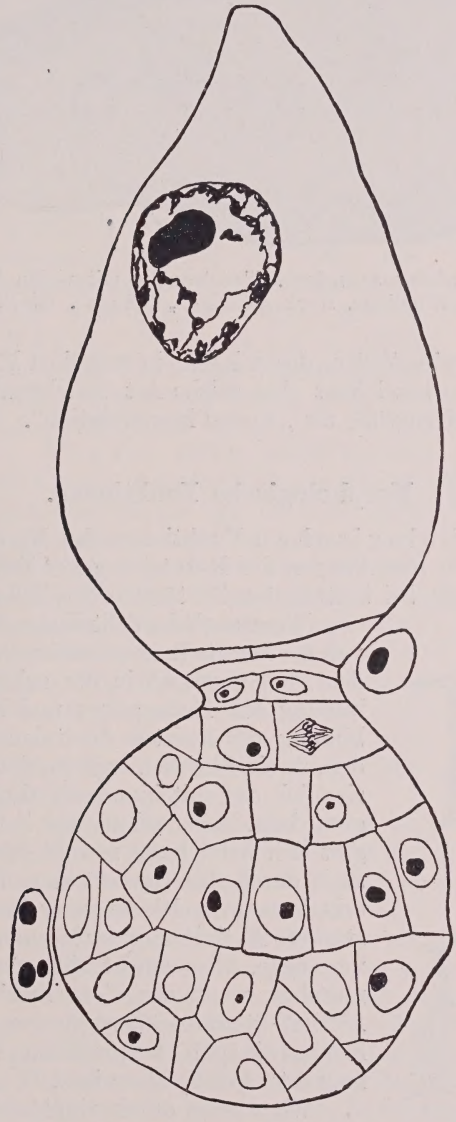


Abb. 91. *Ottelia lancifolia.* Embryo mit mächtig entwickeltem Suspensor, außerhalb zwei Endospermkerne gelagert. (Nach Palm.)

einen ernährungsphysiologischen Effekt um, welcher nun ebenfalls als auslösende Ursache auftritt.

Allgemein bemerken wir eine Beziehung zwischen Zellvolumen und Kernoberfläche; bei Vergrößerung des Zellvolumens kann sich entweder der Kern durch eigenes Kernwachstum vergrößern, oder aber er teilt sich und

Abb. 92. *Cobaea scandens.* Tapetenzelle mit vielen Kernen. Im Plasma eigentümliche, stark gefärbte „Stränge". (Nach Bonnet.)

bildet so mehrkernige Zellen, deren Kerne in manchen Fällen miteinander verschmelzen. Man bezeichnet eine solche Art Gleichgewichtszustand zwischen Zell- und Kerngröße als „Kern-Plasmarelation".

Morphologische Funktionen.

Die morphologischen Funktionen des Kerns äußern sich in erster Linie in den Beziehungen der Kernteilung zur Zellteilung, ferner in der Lage des Kerns bei bestimmten Zuständen der Zelle.

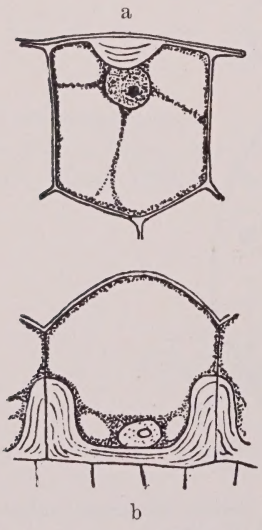


Abb. 93. a *Aloë verrucosa.* Epidermiszelle mit beginnender Zellwandpapille. b *Scopolina atropoides.* Epidermiszelle der Samenschale mit starker einseitiger Membranverdickung. (Nach Haberlandt 1887.)

Wenn auch der Zellteilungsprozeß unabhängig von der Kernteilung verlaufen kann, wie wir es bei den Phanerogamen in der sukzedanen Zellwandbildung des Endosperms und bei der Tetradenbildung der meisten dikotylen Pollenkörner finden, so sind beide Vorgänge doch im allgemeinen ziemlich eng miteinander verknüpft. Die Beteiligung bzw. Beherrschung der Zellteilungsvorgänge gibt sich beim Kern sowohl durch seine Lage als auch durch das Hervortreten des Chromatins zu erkennen, in welch letzterer Erscheinung wir die stärkere Aktivierung der Kernenergie zu erkennen vermögen. Dies macht sich vor allem dann bemerkbar, wenn der Kern bereits in ein völliges „Ruhe"-Stadium übergegangen war. Ich möchte hier auf die später besprochenen Versuche Haberlandts (1919) hinweisen.

Wenn sich durch ringförmige Membranverdickungen der Plasmaleib in zwei Teile zerlegt hat, so umkapselt sich nach Haberlandt (1889) nur der kernhaltige Teil mit neuen Zellulose-lamellen. Trotzdem darf nicht gefolgert werden, daß die Gegenwart des Zellkerns unter allen Umständen für die Zellulosebildung unerläßlich sei; namentlich Palla (1906) hat gezeigt, daß z. B. Plasmateile aus jugendlichen Brennhaaren von

Urtica auch ohne Kern eine Zellwand bilden können. Entstehen bei der Plasmolyse einkerniger Zellen zwei Plasmaballen, die durch einen Plasmafaden miteinander verbunden sind, so kann nach A c q u a (1910) gelegentlich sogar der kernlose Anteil hinsichtlich der Membranneubildung dem kernhaltigen gegenüber bevorzugt sein.

Auf besonders nahe Beziehungen zwischen dem Zellkern und der Zellhautbildung glaubt H a b e r l a n d t (1887) aus dem Befund schließen zu dürfen, daß der Zellkern sehr oft an der Stelle stärkster Membranproduktion liegt. Den von H a b e r l a n d t angeführten Beispielen — Wurzelhaare, deren Kerne unweit der Spitze liegen, Epidermiszellen, deren Kerne an den sich verdickenden Membranteilen liegen usw. — ließen sich aber zahlreiche Gegenbeispiele gegenüberstellen, in welchen die von ihm erläuterten Beziehungen zwischen der Lage des Zellkerns und der Membranproduktion nicht erkannt werden können (K ü s t e r 1907). C o u p i n (1909) hat sogar Wurzelhaare, deren Kerne bereits degeneriert waren, noch an Länge zunehmen sehen.

Abb. 94. *Hydrocharis morsus ranae.* In feuchtem Sand gewachsenes Wurzelhaar mit polsterförmiger Membranverdickung am Scheitel, der der Zellkern anliegt. (Nach W i n d e l.)

W i n d e l (1916) glaubt dartun zu können, daß der Widerspruch des Befundes mit der von H a b e r l a n d t aufgestellten Regel im Grunde nur scheinbar sei, da in den Wurzelhaaren gewisser Wasserpflanzen, wo der Kern an der Haarbasis liegt, während die Haare Spitzenwachstum besitzen, eine lebhafte Plasmaströmung eine dirigierende Wirkung des Zellkerns auf die verhältnismäßig weit entfernten wachsenden Teile der Zelle vermittle.

Abb. 95. *Sinapis alba.* Stück eines jungen Haares mit der Anlage eines Seitenzweiges. Hier auch der Kern gelagert. (Nach W i n d e l.)

Die Größe des Zellkerns ist bei derselben Pflanze je nach der Art des Gewebes verschieden. Es bestätigt sich hier im großen und ganzen die Regel von der Kern-Plasmarelation. Solche Größenunterschiede finden sich z. B. bei den Kernen der Pollenkörner und denen des embryonalen Gewebes.

Sehr enge Wechselbeziehungen in betreff der morphologischen Ausgestaltung bestehen zwischen dem Kern und den Plastiden. Die Form und Größe sowie die spezifische Funktion (z. B. die Bildung charakteristischer Stärkekörner) der Plastiden wird durch den Kern bestimmt und durch den Kern allein vererbt. Wir werden daher auf die Beziehungen zwischen Kern und Plastiden noch an anderer Stelle einzugehen haben.

Endlich können wir an dieser Stelle noch auf die Frage eingehen, ob die Bewegung des Kerns in der Zelle durch das Zytoplasma bewirkt wird oder ob der Kern ein selbständiges Bewegungsvermögen besitzt. Während wir annehmen dürfen, daß die somatischen Kerne ihre Ortsveränderung in der Zelle mit Hilfe des Zytoplasmas vollziehen, liegen für die generativen Kerne des Pollenschlauches nach dem Verlassen des Pollenschlauches andere Bedingungen vor. Nach S t r a s b u r g e r (1900), der die Befruch-

tung von *Monotropa* im Leben beobachtete, wird namentlich einer von den beiden Spermakernen durch die Plasmaströmungen innerhalb des Embryosackes nach dem Endospermkern befördert. Andererseits tritt Nawaschin (1909) auf Grund seiner Beobachtungen, namentlich an den korkzieherartig gekrümmten Spermakernen von *Helianthus*, für das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne ein.

Daß es sich bei den Befruchtungserscheinungen um selbständige Bewegung des Kerns handelt, scheint mir besonders daraus hervorzugehen,

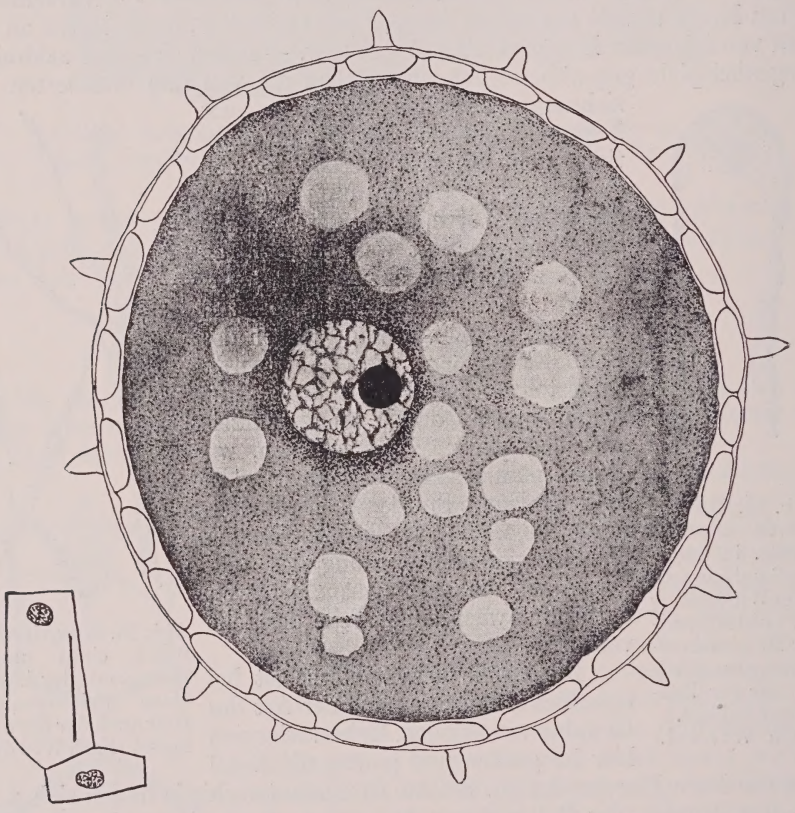


Abb. 96. *Malva crispa.* Ein Pollenkorn mit seinem großen Kern, daneben links zwei Zellen aus der Antherenwand derselben Planze bei gleicher Vergrößerung. (Nach Němec 1910.)

daß von den beiden gleichzeitig in den Embryosack entleerten Kernen stets der eine zum Eikern, der andere zum Endospermkern wandert, oder bei den Gymnospermen von beiden in die Eizelle eingedrungenen Kernen nur einer zum Ei wandert, während der andere im oberen Teil des Eies liegen bleibt. Auch die Tatsache, daß in den Pollenschläuchen der Gymnospermen die Stielzelle bzw. deren Kern regelmäßig an der Antheridiummutterzelle vorüberwandert, ist nur durch Eigenbewegung zu erklären.

Übertragung erblicher Eigenschaften.

Zu den wichtigsten physiologischen Betätigungen des Zellkerns gehört die Übertragung erblicher Eigenschaften. Der Nachweis, daß dem Kern diese Aufgabe zufällt, wird erbracht durch das Verhalten des Kerns bei der Befruchtung, insofern, wie wir bei den Befruchtungserscheinungen der Angiospermen im besonderen sehen werden, in vielen Fällen der nackte männliche Kern allein in die Eizelle eindringt und dabei sämtliche Eigenschaften des Vaters überträgt. Ferner zeigen vor allem die Bastardierungen und die hiermit im Zusammenhang stehenden Mendelspaltungen die Eigenschaften der Chromosomen als Vererbungsträger an. Auf diese Verhältnisse werden wir bei der biologischen Synthese des Kerns einzugehen haben.

Wechselbeziehungen des Kerns zu den übrigen Zellbestandteilen.

Endlich wären hier noch die Wechselbeziehungen des Kerns zu den übrigen Zellbestandteilen zu nennen. Daß gewisse Beziehungen zwischen Zell- und Kerngröße vorhanden sind, haben wir bereits bei der Besprechung der Kern-Plasmarelation gesehen; auch bei Zellwandverdickungen und energischen Wachstumsverhältnissen nimmt der Kern, wie aus seiner Lage hervorgeht, besonderen Anteil. Seine Tätigkeit bei der Zellwandbildung ist bei den Blütenpflanzen in klarster Weise daraus ersichtlich, daß die Kerne die Zentren für den Phragmoplasten abgeben.

Ganz besondere Beziehungen bestehen zwischen Kern und Plastiden, insofern der Kern die Zahl, Größe und Funktion derselben reguliert, was am schönsten aus Bastardierungsversuchen hervorgeht; daher werden wir auf diese Verhältnisse bei der biologischen Kernsynthese einzugehen haben.

Ferner bestehen zwischen Kern und Zytoplasma enge Wechselbeziehungen. Beide stellen zusammen erst die physiologische Einheit dar, die wir als Protoplast bezeichnen. Wenn auch sowohl Kern als auch Zytoplasma getrennt eine Zeitlang am Leben erhalten werden können, so ist doch ihre Funktion von dem Zusammenwirken beider abhängig.

Von Acqua (1891) wurde nachgewiesen, daß die generativen Kerne der Pollenschläuche, ganz vom Zytoplasma isoliert, sich in Zuckerlösungen noch mehrere Tage am Leben erhielten, was sich daran zu erkennen gab, daß sie Methylenblau nicht speicherten und daß sie bei Konzentrationsveränderungen der umgebenden Flüssigkeit sich noch ausdehnten bzw. zusammenzogen.

Über die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Membranbildung haben wir bereits bei den morphologischen Funktionen des Kerns gesprochen.

Daß es sich bei den Beziehungen zwischen Kern und Zytoplasma nicht nur um dynamische Wirkungen handelt, ist aus den Fällen mit besonderer Klarheit zu ersehen, wo es sich um Abgabe ungelöster Bestandteile des Kerns in das Zytoplasma handelt.

Eine derartige Stoffabgabe findet z. B. bei der Mitose statt, wenn das Kernkörperchen überschüssige Reservesubstanz enthält, die bei Auflösung der Kernwand und Zerfall des Kernkörperchens in Gestalt von extranuklearen Nukleolen im Zytoplasma auftreten kann.

Ferner beobachtete Zimmermann (1893) in der Fruchtknotenwandung von *Melampyrum arvense*, daß die Kristalloide, die bei dieser Pflanze sonst nur innerhalb der Kerne angetroffen werden, während der Mitose aus den Kernen ins Zytoplasma hineingelangen, in dem sie aber nur eine kurze Zeitlang sichtbar bleiben. Noch vor dem vollständigen Verschwinden der im Zytoplasma gelegenen Kristalloide treten in den beiden Tochterkernen aufs neue Kristalloide auf.

Ferner gehört hierher der Austritt ungelöster Substanz aus dem Kern. Němec (1899) gibt an, daß man durch Plasmolyse die Nukleolen zum Austritt aus den Kernen veranlassen kann. Schiller (1909) nimmt an, daß die Chromatophoren bei den Pflanzen ohne jeden Zweifel aus dem Kern entständen, eine Ansicht, die heute erledigt sein dürfte.

Ein unzweifelhaftes Auftreten von Chromatinkörperchen aus dem Kerne wurde für die Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen von *Pritchardia (Washingtonia) robusta* von Němec (1910) beschrieben. Es scheint sich hier um eine Art Stoffwechsel zu handeln, weil die Erscheinung gerade in den Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen so auffallend hervortritt; da die Kerne hierauf degenerieren, scheint es, daß es sich um einen pathologischen Vorgang handelt.

Wenn also Chromatinkörner recht selten aus dem Kern ins Zytoplasma austreten, so spricht das keineswegs gegen stoffliche Beziehungen zwischen Kern und Plasma. Aber es ist wahrscheinlich, daß der Stoffaustausch mehr durch Diffusion von gelösten Stoffen stattfindet und daß er sich daher einer direkten Beobachtung entzieht.

Im Gegensatz zu der Ansicht der meisten botanischen Forscher tritt v. Derschau (1915) für das Fehlen einer Kernmembran, dem normalen Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkern und der Bildung der Chromatophoren durch Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkern ein.

Die experimentelle Physiologie der Kern- und Zellteilung.

Die experimentelle Physiologie der Kern- und Zellteilung können wir gruppieren nach dem Einfluß physikalischer Faktoren einerseits und chemischer Agentien andererseits. Die Wirkung selbst macht sich teils am Kern bzw. dessen Bestandteilen selbst, teils an den Zytoplasmastrukturen geltend, hierbei in besonderer Weise an dem Kinoplasma, sei es, daß dieses gefördert wird, sei es, daß es zuerst in seiner Tätigkeit gehemmt oder desorganisiert wird.

Der Einfluß physikalischer Faktoren.

a) Temperatur.

Der Einfluß, den die Temperatur auf den Verlauf und die Schnelligkeit der Karyokinese ausübt, wurde von de Wildeman (1891) an den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* untersucht. Es wurde festgestellt, daß das Temperaturoptimum für *Tradescantia* 45—46° beträgt.

Daß ferner durch Temperaturerhöhung mehrkernige Zellen erzeugt werden können, wurde von Prillieux (1881) nachgewiesen. Dieser beobachtete nämlich, daß die Wurzelparenchymzellen von *Phaseolus* und *Cucurbita* bei starker Erwärmung enorm groß werden und dann meist auch mehrere Kerne enthalten.

Nach Demoor (1895) wird in den Staubfädenhaaren von *Tradescantia*, wenn sie plötzlich auf 3—4° C abgekühlt werden, die Plasmaströmung sofort sistiert, während die karyokinetischen Prozesse zunächst fortschreiten; es unterbleibt jedoch die Bildung einer Zellmembran.

Auch Němec (1899) konnte durch plötzliche Abkühlung von 20° auf 0° C zweikernige Zellen infolge Degeneration des Phragmoplasten erzielen. Charles F. Hottes gelang es, wie Strasburger in der Ontogenie der Zelle (1907) mitteilt, in Zellen der Wurzel von *Vicia faba* durch höhere Temperaturen die Bildung kinoplasmatischer Fadenstrukturen bzw. Strahlungen, zu welchen die Kernkörperchen größtenteils das Material zu liefern schienen, auffallend zu fördern. Umgekehrt wurde durch niedere Temperaturen ein stärkeres Auftreten extranuklearer Nukleolen veranlaßt.

Eingehende Untersuchungen über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba* wurden von Schrammen (1902) angestellt.

Die Kälte übt auf das Trophoplasma eine fördernde Wirkung aus, während bei der Wärme ein Schwund des Trophoplasma zu beobachten ist.

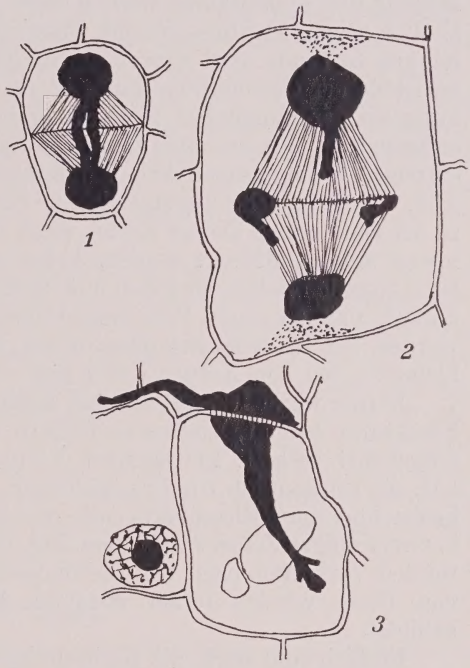


Abb. 97. *Vicia faba*. Kerne aus der Sproßspitze. 1 Kernteilung aus dem Vegetationskegel. Sproß war eine halbe Stunde 40° C ausgesetzt. Doppelseitige Chromatinverbindung. 2 Kernteilung aus dem Plerom. Sproß war zehn Minuten 42° C ausgesetzt. Einzelne Chromosomen sind nicht erfaßt worden und werden erst nachträglich zu den Spindelpolen befördert. 3. Kerndurchpressung aus dem Plerom. Sproß war zwei Stunden — 2° C ausgesetzt. (Nach Schrammen 1902.)

Das Kinoplasma verhält sich entgegengesetzt. Als hauptsächlichste Eigentümlichkeit des Kinoplasma bei der Einwirkung von Kältegraden ist eine Hemmung in der Ausbildung und eine sehr herabgesetzte Aktivität schon vorhandener kinoplasmatischer Strukturen hervorzuheben. Häufig kommt es daher vor, daß bei den Kernteilungen die Anlage der neuen Zellwand unterbleibt; man findet daher zweikernige Zellen in ziemlicher Anzahl vor. Der Transport der Chromosomen durch die bei niederen Temperaturen mehr oder weniger inaktivierten Spindelfasern geht zuweilen in unregelmäßiger Weise vor sich. Einzelne Chromosomen können zurückbleiben, später nachrücken und so eigene kleine Kerne neben den Tochterkernen bilden. Mit der geringeren Aktivität des Kinoplasma hängt eine längere Dauer der Kernteilungen zusammen. Kältegrade von — 4° C zerstören die Spindelfasern.

Bei gesteigerter Temperatur zeigt das Kinoplasma größere Aktivität. Die Kernteilungen sind von kurzer Dauer und streben möglichst rasch ihrem

Ende zu. Eine Folge hiervon ist das häufige Unterlassen einer Wandbildung und die hierdurch veranlaßte große Zahl von zweikernigen Zellen.

Bei Temperaturen von 40° C zeigten sich in ziemlich großer Zahl Chromatinverbindungen zwischen den Tochterknäueln, was auf die sehr schnelle und auch ungleichmäßige Beförderung der Tochterchromosomen und auf das durch eine beginnende Verschmelzung erschwerte Auseinanderziehen der Spalthälften einzelner Chromosomen zurückzuführen ist. Bei der Bildung der Tochterkerne werden dann Bilder hervorgerufen, die Amitosen ähnlich sehen. Meistens kommt zwischen den beiden Kernen keine Wandbildung zustande, tritt eine solche nachträglich ein, so bleibt in der Wand an Stelle der Chromatinverbindung ein Loch. Eine nicht seltene Erscheinung bei der plötzlichen Einwirkung hoher Temperaturen ist das Nichterfassen von Chromosomen durch die Spindelfasern und das Zurückbleiben einzelner Chromosomen bei dem raschen Transport zu den Polen (siehe Abb. 97; 2). Solche liegengebliebene Chromosomen geben dann den Anlaß zu der Entstehung kleiner Kerne, wenn die Sprosse unter normalen Verhältnissen weiter kultiviert werden. Außer den zweikernigen Zellen finden sich auch zuweilen Schwesterzellen mit verschieden großen Kernen. Dies beruht darauf, daß zu einem Pole mehr Chromosomen als zum andern befördert wurden. Hierbei zeigt sich dann immer, daß eine etwa angelegte Wand dem kleineren von den Kernen näher liegt als dem größeren.

Ferner wurde festgestellt, daß Kälte die Ausbildung der chromatischen Strukturen hemmt, Wärme sie fördert, während sich der Nukleolus gerade umgekehrt verhält. Bei längerer Kälteeinwirkung treten Pseudoamitosen auf, die gelegentlich zur Fragmentation der Kerne führen können. Ferner beobachtet man Riesenkerne, die durch Verschmelzung der Tochterkerne in zweikernigen Zellen entstanden sind. Besonders durch hohe Temperaturen werden Verklumpungen von Chromosomen herbeigeführt. Bei Einwirkung von Hitze wurden ferner ebenfalls Pseudoamitosen und Riesenkerne gebildet.

Endlich sind noch die Kerndurchpressungen (siehe Abb. 97; 3) zu erwähnen, die wohl auf eine Art Wundreiz zurückzuführen sind, da in den Geweben sowohl durch Kälte als auch durch Hitze häufig Gewebezerreißungen vorkommen. Es ließ sich feststellen, daß die Kerne durch die Poren der eingezogenen oder zerrissenen Plasmodesmen hindurchgepreßt werden (siehe Abb. 97; 3).

Ferner untersuchte Georgevitch (1910) den Einfluß extremer Temperaturen auf lebende Zellen und zwar an den Wurzelspitzen von *Galtonia candicans*. Es wurden Temperaturen von — 5° bis + 40° C benutzt. Bei + 40° koaguliert das Zytoplasma und bildet kleine Klumpen, die sich intensiv färben lassen. Bei niederen Temperaturen bilden sich Vakuolen im Zytoplasma und die Anordnung der Spindelfasern wird gestört, was zu einer unregelmäßigen Verteilung der Chromosomen an den Polen der Spindel führt. Die Tätigkeit des Kinoplasma ist bei niederer Temperatur verringert, bei höherer erhöht. In letzterem Falle bilden sich breitere Spindeln mit dickeren Fasern aus, der Transport der Chromosomen findet schneller statt und die Dauer der Kernteilung selbst ist verkürzt. Die Zellwandbildung ist verhindert und häufig treten zweikernige Zellen auf. Die Chromosomen bilden häufig Ketten infolge der unregelmäßigen Beförderung zu den Spindelpolen. In Kältepräparaten zeigt der Kern oft amöboide Form, aber auch in Hitzepräparaten, wenn auch hier nicht in dem gleichen Maße. Im

allgemeinen kann man sagen, daß hohe Temperaturen die Entwicklung der chromatischen Substanz fördern, niedere sie hindern. In Kältepräparaten findet man Ansammlungen von Chromatin, die sich mit Dreifachfärbung blau färben und Pseudonukleolen genannt werden. Im Gegensatz zu Schrammen wurden diese Pseudonukleolen bei Hitzepräparaten nicht gefunden. In Kältepräparaten zeigen die Kernkörperchen Zunahme an Größe, Masse und Anzahl.

Matruchot und Molliard (1902), welche die Wirkung der Kälte auf pflanzliche Zellen studierten, stellten fest, daß sie eine allgemeine und schnelle Exosmose des Wassers der Zelle veranlaßt, die zu einer Vakuolisierung des Zytoplasmas und des Kernes führt. Der Inhalt des Kernes sammelt sich besonders an den Stellen der Wand, die dem Wasser Austritt gewährten, was zu einer ein-, zwei- und mehrpoligen Anordnung des Kernfadennetzes führte. Dieselben Veränderungen im Zytoplasma und Kern waren in Zellen zu beobachten, auf welche wasserentziehende Mittel einwirkten.

Eine besondere Empfindlichkeit gegen Temperaturunterschiede scheinen die allotypischen Teilungen zu zeigen. Borgenstam (1922) konnte die Angaben von Tischler und Juel (1900) über unregelmäßige Verteilung der Chromosomen bei den Reduktionsspindeln von *Syringa chinensis*, wahrscheinlich einem Bastard zwischen *Syringa vulgaris* und *Syringa persica*, nicht bestätigen. Beide allotypischen Teilungen verliefen normal. Als jedoch zur Zeit der Anlage der Pollenmutterzellen zufällig eine wesentliche Temperatursenkung eingetreten war, fanden sich ähnliche Anomalien, wie die von Tischler und Juel beschriebenen, vor. In dieser Richtung angestellte Versuche ließen ferner den Einfluß der Temperatur auf die Reduktionsteilung für erwiesen gelten.

b) Druck.

Die Untersuchungen von Hottes (1901) über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba* führten den Autor zu dem Schluß, daß in *Vicia* die Kern- und Zellteilungen nicht vom Druck beeinflußt werden. Die Behauptung Němecs (1899), daß er die Vermutung Knys (daß nämlich die Scheidewände und somit die Teilungsfiguren durch Druck bzw. Zug bestimmt werden) durch das Verhalten der Anlage und Ausbildung der Spindel bestätigen könne, lehnt Hottes ab und führt die Ausbildung der Zellplatte auf korrelatives Dickenwachstum auf den von Druck freien Seiten der Wurzel zurück.

c) Schwerkraft.

Ausführliche Angaben über die Veränderungen in geotropisch gereizten Wurzelzellen macht Němec (1900). Es findet sich hier eine dichte Protoplasmaansammlung, die sich immer an der morphologisch unteren Zellwand erkennen läßt, welche in der normalen Ruhelage mit Stärkekörnern bedeckt ist. Diese dichteren Plasmamassen erscheinen als dicke Lamellen und Fäden, die von zahlreichen Körnern umgeben sind. Solche Protoplasmamassen sind in der Mitte der von ihnen bedeckten Fläche am mächtigsten entwickelt und konisch vorgewölbt. Sie konnten auch andere unregelmäßige Formen annehmen und färbten sich immer intensiver als das übrige Protoplasma.

Nach N ě m e c soll dieser dichte Plasmabeleg durch Ansammlung und Verdichtung des schon vorhandenen Plasma sich bilden und erst entstehen, nachdem das Organ aus seiner Ruhelage gebracht wurde, was die spezifisch schwereren Körperchen zur Veränderung ihrer Lage zwang. Als eine weitere Veränderung in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel beschreibt N ě m e c eine Protoplasmaansammlung in den großen Pleromzellen und zwar an der der Haube zugekehrten Seite. Diese Protoplasmaansammlung ist nicht so stark ausgebildet, wie in den Haubenzellen und läßt sich weniger deutlich von dem übrigen Plasma unterscheiden. Sie dauert in den Pleromzellen, solange die Wurzel geotropisch gereizt wird, und verschwindet, wenn dieselbe in die Ruhelage zurückgekehrt ist.

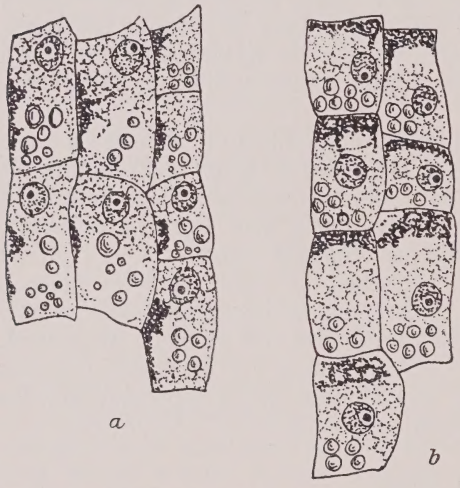


Abb. 98. *Lupinus albus.* Zellen aus der Wurzelspitze nach geotropischer Reizung. a Zellengruppe aus der Wurzelspitze, welche 24 Stunden im Federkiele unter 45° von der normalen Lage gewachsen war. Längsschnitt. b zwei Zellreihen aus einer 45 Stunden im Federkiele umgekehrt vertikal gewachsenen Wurzelspitze. Längsschnitt. (Nach G e o r g e v i t c h 1906.)

Ferner liegen Versuche über die zytologischen Veränderungen nach geotropischer Reizung vor von G e o r g e v i t c h (1906) an den Wurzelspitzen von *Lupinus albus*. Die Wurzeln wurden in Federkiele oder Strohhalme gesteckt und in verschiedenen Lagen wachsen gelassen. Außer der Verlagerung der Stärkekörnchen zeigt sich auch eine dichte Protoplasmaansammlung, die sich intensiver als das übrige, dünnflüssigere Protoplasma färbt. Gewöhnlich bedeckt diese Protoplasmaansammlung die ganze Zellwand, der sie aufliegt, und ist in deren Mitte am stärksten vorgewölbt. Die Lage dieser Protoplasmaansammlung steht in einer bestimmten Beziehung zu der Lage der Stärkekörner, und zwar so, daß die Protoplasmaansammlung die morphologisch untere, also der Wurzelspitze zugekehrte Zellwand einnimmt, wenn die Schwerkraft rechtwinklig oder parallel zu der Organachse gerichtet ist und die Stärkekörner die physikalisch untere Zellwand bedecken. Dagegen nimmt sie eine Zwischenstellung ein und füllt die Ecken der Zelle, wenn die Organachse aufwärts über 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde. Schließlich liegt die Protoplasmaansammlung einer Seitenwand der Zelle an, und zwar derjenigen, welche der Oberfläche des Organs zugekehrt ist, wenn die Organachse um einen kleineren Winkel als 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde und wenn die Stärkekörner die Zellecken ausfüllen. Bei Veränderung der Organachsenlage verändert auch der Zellkern seine Lage.

Diese Veränderung des Zellkerns ist aber keine passive, rein physikalische, sondern eine aktive und als Lebensvorgang der Zelle anzusehen. Diese Auffassung wird dadurch begründet, daß der Zellkern bei der Verlagerung der Organachse sich verschieden, und zwar entweder positiv oder

negativ geotropisch verhalten kann, daß er also nicht passiv dem Zuge der Schwerkraft folgt.

Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Kern und Zytoplasma der Phanerogamen wurde von Mottier (1899) untersucht. In den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* wurde eine vollständige Verlagerung von Kern und beweglichem Zytoplasma samt den Einschlüssen als eine dichte Masse an die untere Zellpartie gefunden. In gewissen Zellen der Wurzelspitzen von *Zea*, *Vicia* und *Phaseolus* konnte Mottier weiter nachweisen, daß nicht nur der Kerninhalt innerhalb der Kernmembran in der Richtung der Zentrifugalkraft verlagert wurde, sondern daß der Nukleolus durch die Kernmembran in das umgebende Zytoplasma hinausgeschleudert wurde, wodurch bewiesen wird, daß das Kernkörperchen schwerer ist als die anderen Bestandteile des Zellkerns.

Der Nukleolus löst sich dann auf, während der Kern ohne Nukleolus weiter fortbesteht. Ob ihm die Fähigkeit bleibt, sich zu teilen, ließ sich nicht entscheiden.

Weitere Untersuchungen von Andrews (1902) bestätigten, daß die Zellkerne in den der Zentrifugalkraft ausgesetzten Pflanzenorganen in das zentrifugale Zellende geschleudert wurden.

Es handelt sich demnach hier nur um eine physikalische und nicht um eine physiologische Wirkung. Kerne, die beim Zentrifugieren ihren Nukleolus verloren haben, sind nach Andrews lange Zeit hindurch lebensfähig.

Über weitere Versuche berichtete Andrews (1915). Er stellte fest, daß in den Staubfädenhaaren von *Tr. virginica* bei Einwirkung hoher Schleuderkräfte (1107 g 3 Stunden) Kernteilung und Wandbildung erfolgen kann. In manchen Fällen wurde der Kern so gedreht, daß die Längsachse der Spindel nahezu quer durch die Zelle ging, die neue Wand infolgedessen beinahe in die Längsrichtung der Zelle zu liegen kam.

Der Kern wurde in jeder zentrifugierten Zelle an das zentrifugale Ende geschleudert, er wurde durch das Zentrifugieren oder das Hinausschleudern des Nukleolus nicht getötet oder sichtlich schwer geschädigt. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen wurde, trat er nicht wieder in den Kern ein und wurde auch nicht neugebildet, trotzdem teilte sich der Kern in völlig normaler Weise. Der herausgeworfene Nukleolus löst sich im Zellplasma auf.

d) Ultraviolette, Röntgen- und Radiumstrahlen.

Durch ultraviolette Strahlen konnte Takamine (1923) bei *Vicia faba* und anderen Pflanzen Abweichungen vom normalen Kernteilungsvorgang bei den Kernen der Pollenmutterzellen und Wurzelspitzen hervorrufen. Die Einschnürung der Chromosomen ist stärker als unter normalen Umständen, schließlich brechen sie sogar auseinander. Die Chromosomen werden unregelmäßig verteilt, es entstehen gelegentlich drei Tochterkerne aus einem Mutterkern. Manche Tetradenzellen degenerieren.

Nach den Untersuchungen von Körnicke (1905) veranlassen Röntgen- und Radiumstrahlen bei mäßiger Zeitdauer eine erhöhte Ausbildung der kinoplasmatischen Faserstrukturen, auch sie wirkten auf das Chromatin ein. Bei anhaltender Bestrahlung wurde zuerst das Chromatin, erst beträchtlich später auch das Zytoplasma geschädigt.

Die Wirkung der β- und γ-Strahlen auf die Wurzeln von *Vicia faba* zeigte sich darin, daß zahlreiche Zellen zwei und mitunter selbst mehrere Kerne enthielten, die auf mitotischem Wege entstanden waren. Die Mehrkernigkeit beginnt in dem Augenblick, wo das Wachstum sich verlangsamt.

Ferner stellte K ö r n i c k e Versuche über die Einwirkung der β- und γ-Strahlen auf die Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* an. Nach 20—24 Stunden Bestrahlung konnte er beobachten, daß das Chromatin sich in kleine Häufchen aufteilte, in deren Mitte man noch Stücke des Spirems erkennen konnte. Nach fünftägiger und noch mehr nach zwölftägiger Bestrahlung sieht man nur noch kleine durch Safranin gefärbte Massen. Besonders auffallend ist die Einwirkung auf die Karyokinese. Es

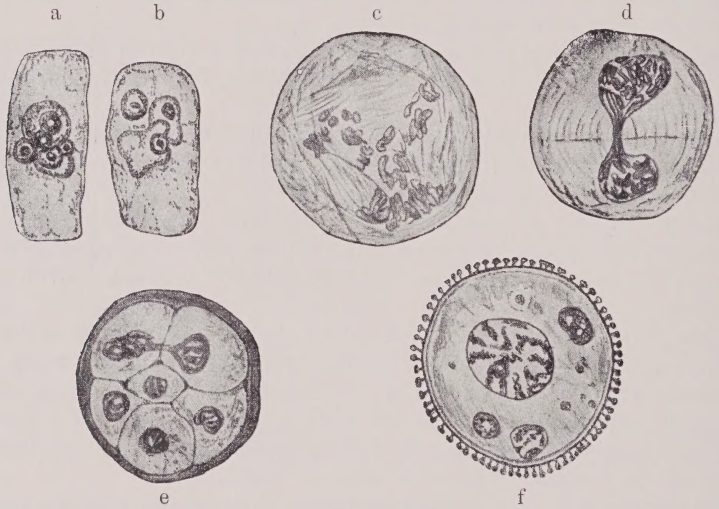


Abb. 99. a *Vicia faba.* b *Pisum sativum.* „Kernzerfall" in Wurzelzellen infolge Bestrahlung durch Radiumstrahlen. c—f *Lilium Martagon.* Abnorme Kernteilungsbilder in Pollenmutterzellen infolge gleicher Bestrahlung. Man achte besonders auf den Chromosomenzerfall und die Zwergkernbildung. Vergr. 680. (Nach K ö r n i c k e.)

findet sich eine anormale Zahl von Chromosomen und Sanduhrfiguren, die sich infolge eines Mangels an Synchronismus bei der Trennung der Chromosomen gebildet haben. Die homöotypische Teilung zeigt die gleichen Abweichungen. Außerdem fand K ö r n i c k e bei mehreren Mutterzellen eine übergroße Anzahl sehr ungleicher Pollenkörner.

Diese Bestrahlungsversuche bewiesen K ö r n i c k e besonders, um wieviel empfindlicher gegen äußere Agentien die allotypischen Mitosen im Vergleich zu den typischen sind. Bei diesen war es sogar öfters zweifelhaft, ob nicht z. B. die Verzögerung der Chromosomenwanderung zu den Polen und andere Abnormitäten erst im Anschluß an ein verzögertes Wachstum der betreffenden Organe überhaupt erreicht wurde. Doch lassen sich bei entsprechender Methode aber doch auch die somatischen Mitosen beeinflussen. Wenigstens erreichte dies G a g e r (1908), welcher die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Kernteilungen in den Wurzeln von *Allium* untersuchte. Vor allem beobachtete er unregelmäßige Wanderung der Chromosomen und Zwergkernbildung.

Sehr starke Bestrahlung wirkt nach Fabre (1911) desorganisierend auf den Zellkern, sie hebt die Keimkraft der Pollenkörner auf und verhindert die Entwicklung des Embryosackes.

Nach Komuro (1922, 1923, 1924) bewirken Röntgenstrahlen bei *Vicia faba*, besonders bei intermittierender Anwendung krebsartige Bildungen, die sich zytologisch in feinkörniger, dichter Hyperchromatose und Kernwandhyperchromatose (Verklebung der Chromatinsubstanz mit der Kernwand) bemerkbar machen. Es wurde Mehrkernigkeit und Bildung von Riesenkernen und darauffolgender Nekrose beobachtet. Die Intensität der Bestrahlung ist von untergeordneter Bedeutung. Komuro zeigt an Beispielen von tierischen Tumoren die zytologische Ähnlichkeit maligner Tumoren mit den Kernveränderungen bei *Vicia*.

e) Licht.

Über die Einwirkung des Lichtes bzw. der Dunkelheit auf den Zellkern liegen Beobachtungen von Zacharias (1895) vor, nach denen bei *Galanthus* die normal mit dem Altern der Blätter eintretende Abnahme der Nukleolarsubstanz durch Verdunklung beschleunigt wird.

Von Kiehn (1917) wurde dieser Vorgang genauer untersucht. Ein normales 60 cm langes Laubblatt einer Topfpflanze, von *Galtonia*, wurde auf die Größe seiner Nukleolen untersucht. Zwei ähnliche Pflanzen wurden in den Dunkelschrank gestellt und ein Blatt der einen nach 36 Tagen, eins der anderen nach zweimonatiger Verdunklung untersucht. Die durchschnittlichen Volumina der Nukleolen verhielten sich wie 1,0 : 0,38 : 0,18.

Hieraus geht hervor, daß bei Verdunklung ebenso wie andere Reservestoffe auch die Nukleolen verbraucht werden.

Tischler (1908) untersuchte die Einwirkung der Dunkelheit auf die Ausbildung des Pollens von *Potentilla rubens*, *Potentilla Tabernaemontani* und des Bastardes der beiden Arten. Er brachte die Stöcke der drei Arten Mitte November in völlige Dunkelheit (in eine geschlossene Kiste) und gleichzeitig unter viel wärmeren und feuchten Bedingungen als gewöhnlich. Während normalerweise alle Pollen von *Potentilla rubens* fertil sind, gelang es auf diese Weise, einen großen Teil des Pollens taub zu machen. Der Bastard hatte noch mehr gelitten und war fast in allen Pollenkörnern total steril geworden. Die zytologische Untersuchung ergab, daß die Synapsisstadien noch völlig normal ausgebildet waren, allerdings waren die Vakuolen im Zytoplasma größer und der Wandbeleg dünner. In den Teilungsstadien zeigte sich sowohl sehr wenig Plasma in der Zelle als auch Chromatin in den Kernen. Versprengte Chromosomen fanden sich nicht vor. Die Pollenkörner entwickeln sich nur noch zum Teil zu typischen, die anderen zeigen genau dieselben Schädigungen wie die des Bastards.

Ungleich stärker waren die Störungen, die sich bei den Pollenkörnern des Bastards bemerkbar machten. Unter den verschiedenen Unregelmäßigkeiten sind am merkwürdigsten besonders große, dicht mit Plasma erfüllte Körner, die keine reguläre Trennung des Kernes in einen vegetativen und einen generativen aufweisen.

Weitere Versuche über die Wirkung dauernder Dunkelheit stellte Tischler (1924) an *Primula sinensis* an. Unter Etiolement aufgeblühte, vorher völlig entblätterte Exemplare dieser Pflanze zeigten einen hohen Prozentsatz von Riesenpollen. Die Kern-Plasmarelation war im allgemeinen

noch stärker zuungunsten des Kerns gesunken, als in den gleichgroßen Körnern der normalen Rassen. Die Keimfähigkeit des Riesenpollens war meist ganz erloschen. Es fanden sich auch Körner vor, bei denen sich der vegetative Pollenkern ein- oder zweimal geteilt hatte; vielleicht könnte dies einen Übergang zur Entwicklung von Makrosporen darstellen.

Lewis (1901) untersuchte die Wirkung von Licht verschiedener Wellenlängen auf die Schnelligkeit der Kernteilungen in den Wurzeln von *Allium cepa*. In normalem Licht fand die Kernteilung am schnellsten um Mitternacht statt, während sie in der Dunkelheit um Mitternacht am wenigsten wuchsen und am besten um 4 Uhr nachmittags.

Die Anzahl der Kernteilungen betrug im normalen Licht im Durchschnitt 14,7 %, in gelbem Licht 12,6 %, in blauem 11,0 % und im Dunkeln 12,7 %. Schlüsse dürften sich hieraus wohl noch nicht ziehen lassen.

Untersuchungen über die tägliche Periodizität der Zellteilungen und der Längenzunahme der Wurzeln von *Allium* liegen vor von Kellicott (1904).

Ferner stellte Karsten (1915) fest, daß bei den Kernteilungen in den Wurzeln keine Periodizität zu beobachten war; hingegen war eine Maximalperiode der Teilungen beim Stamm in sehr ausgeprägter Weise für die Nachtzeit festzustellen. Wenn z. B. die Sproßspitzen von *Zea Mays* von 6 Uhr morgens bis 6 Uhr abends mit elektrischem Licht beleuchtet wurden, so war eine Zunahme der Mitosen von abends 10 Uhr bis zum Maximum morgens etwa 4 Uhr festzustellen, dann sank die Zahl der Mitosen, bis um 8 Uhr morgens etwa ein Minimum erreicht war. Kontinuierliche Belichtung ließ die Periodizität weniger hervortreten.

f) Elektrizität.

Stålfelt (1921) zeigte an *Pisum*-Wurzeln bezüglich der Dynamik der Zellkernteilungen, daß äußere Mittel, wie Sauerstoff, Stickstoff, Licht, elektrischer Strom und Temperaturveränderungen die Reaktionsgeschwindigkeit in der Meta- und Telophase verminderten, während die Zellteilungsfrequenz unverändert blieb oder vermindert wurde. Nur der schwache galvanische Strom führte eine lebhaftere Teilung herbei. Stärkere elektrische Störungen wirken wie Wundreiz (siehe dort).

g) Plasmolyse.

Über die Einwirkung der Plasmolyse auf die Kerne der Wurzelspitze von *Vicia faba* berichtet Němec (1899). An Präparaten, welche aus Wurzelspitzen angefertigt wurden, die eine Viertelstunde in 5%igem Kalisalpeter gelegen hatten, war der Kern vakuolisiert, ebenso zeigten sich an der Peripherie ringsherum zahlreiche Vakuolen, welche unter der Kernmembran oder in derselben entstanden waren. Die Vakuolen wachsen allmählich, wenn die Wurzelspitze länger in der plasmolysierenden Flüssigkeit verbleibt und drücken die färbbare Kernsubstanz zu dünnen Lamellen zusammen. Unterdessen haben auch die Nukleolen ihr Aussehen verändert. Nach einer eine halbe Stunde dauernden Plasmolyse erscheinen sie größer als in den Zellen turgeszenter Wurzeln. Es läßt sich feststellen, daß der Nukleolus dann zahlreiche winzige Vakuolen zeigt, so daß er bei schwacher Vergrößerung wie fein granuliert aussieht. Nach einer eine halbe Stunde

andauernden Plasmolyse erscheint der Nukleolus in einer großen Vakuole liegend gewöhnlich an feinen Fäserchen oder Lamellen aufgehängt. Er rückt dann gewöhnlich zur Peripherie des Zellkerns, was wahrscheinlich mit Strömungen im Kern zusammenhängt, die ein Zusammenfließen der peripheren Vakuolen an einer Seite des Zellkernes zustande bringen. Und nun fließt der Nukleolus in die große äußere Vakuole hinein. Somit kommt der Nukleolus in eine peripher liegende Vakuole zu liegen, in welche er aus der eigentlichen den Kernraum ausfüllenden Substanzmasse ausgestoßen wurde. In Kernen, welche zwei Nukleolen enthalten, können dieselben in besondere Vakuolen ausgestoßen werden. Für das Ausstoßen des Kerns selbst ist die Vakuolisierung des Kerns entscheidend, welche den Nukleolus schließlich in dünne Lamellen oder Fäden bringt. Diese Lamellen oder Fäden verändern ihre Konstellation gleichzeitig mit der Bildung einer großen peripheren Vakuole, und der Nukleolus wird dadurch aus seiner zentralen Lage gebracht. Unter besonders günstigen Verhältnissen, wo an die periphere Vakuole eine große zytoplasmatische Vakuole angrenzt, wird der Nukleolus bis in diese letztere ausgeworfen. Es läßt sich feststellen, daß die Nukleolen in den Vakuolen gänzlich aufgelöst werden können. Schon nach halbstündiger Einwirkung der Plasmolyse sieht man in manchen großen, die Nukleolen enthaltenden Vakuolen, verkleinerte Nukleolen, nach dreiviertel Stunden sieht man höchstens in den Vakuolen kleine Bröckelchen oder Granulationen.

Ähnliche Versuche wurden an Wurzelspitzen von *Allium cepa* angestellt. Die Wurzeln wurden in einer 6%igen Kalisalpeterlösung plasmolysiert und in Chromessigsäure fixiert.

An Wurzeln, welche 45 Minuten in der plasmolysierenden Flüssigkeit geblieben waren, waren alle Nukleolen in Vakuolen ausgestoßen. Sie zeigten auch Anfangsstadien der Auflösung. Ebenfalls wurden hier Fälle beobachtet, wo die Nukleolen bis in zytoplasmatische Vakuolen ausgestoßen wurden.

Daß es sich hier nicht um eine stoffliche Einwirkung der zum Plasmolysieren benutzten Lösungen handelt, dafür spricht der Versuch, wo man durch Welken in der Zelle dieselben Vorgänge hervorruft, wie durch die Plasmolyse.

Ferner liegen eine Reihe Arbeiten vor über die Neubildung pflanzlicher Membranen nach Plasmolysierung, da es sich hier jedoch nicht um Veränderungen im Protoplasten selbst handelt, möchte ich von einem näheren Eingehen hierauf absehen und nur erwähnen, daß derartige Zellwandbildung auch von kernlosen Protoplasmamassen hervorgerufen werden kann, sofern diese mit kernhaltigen Plasmamassen in „lebendiger Kontinuität" sind. Im besonderen sei hier auf die Arbeiten Haberlandts „Zur Physiologie der Zellteilung" hingewiesen.

Aus dem Vorhandensein von großen Stärkekörnern in den Chloroplasten der kernlosen Zellen folgert Haberlandt (1919), daß Bildung und Auflösung der Stärke an die Mitwirkung des Zellkerns gebunden sei.

Legt man nach Küster (1921) Zellen der Epidermis von *Allium cepa* in n-KNO_3-Lösung, so sieht man bereits nach 24 Stunden den Kern deutlich schwellen, seine Umrisse schärfer werden; seine Form zeigt allerhand Anomalien: Es treten aus dem Kern breite Blasen hervor, oder es werden deren zwei oder mehrere sichtbar, die dem Kern ein rosetten- oder morulaähnliches Aussehen geben; zuweilen sind diese Vorwölbungen hart und flach, so daß sie die normale Form des Kerns nur wenig alterieren, in

anderen Fällen sind sie sehr groß, das Volumen der Kerne wird verdoppelt und vervielfacht und es erscheinen Formen amöboid gelappter oder in Fragmentation begriffener Kerne (Abb. 100; 1—4).

Diese Veränderungen zeigten sich teilweise schon an der lebenden Zelle, in anderen Fällen wurde eine Fixierung mit Jod notwendig.

Läßt man die Epidermispräparate länger als 24 Stunden im Plasmolytikum liegen, so treten am Zellkern keine wesentlichen Veränderungen

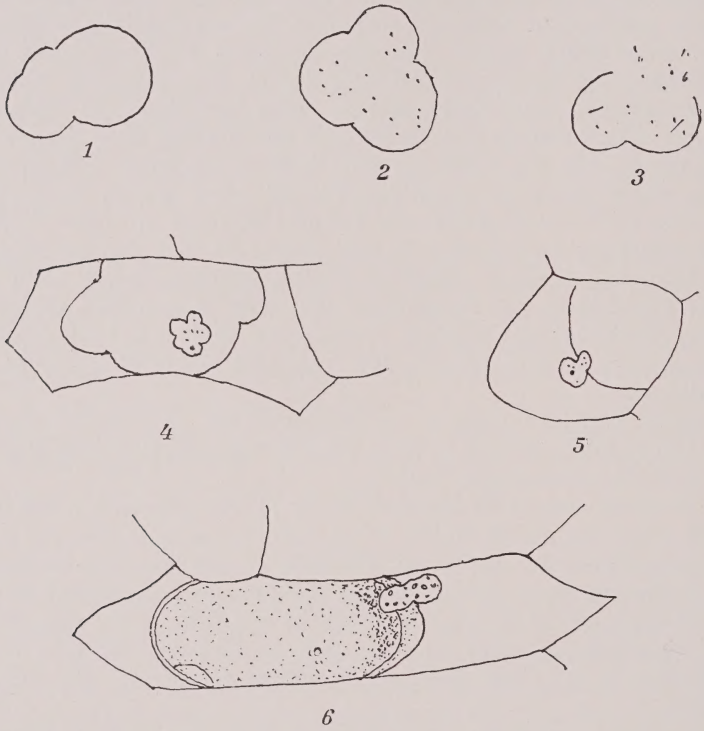


Abb. 100. *Allium cepa.* Verhalten des Kerns der Epidermis nach Plasmolyse mit n—KNO_3. (Nach Küster 1921.)

auf; als auffallend zu erwähnen bleibt nur noch die Ausstoßung des Zellkerns an die Oberfläche des Zellenleibes und die Vorwölbung der Kernblase über diese hervor (Abb. 100; 5, 6).

h) Wundreiz.

Eine besondere Einwirkung auf den Kern übt der Wundreiz aus. Durch Verwundungen werden die der Wundfläche angrenzenden Gewebeteile zu Kern- und Zellteilungen angeregt. Diese Teilungen werden nach Haberlandt (1913, 1914, 1921) durch einen spezifischen Körper, das „Wundhormon" hervorgerufen. Bei Untersuchungen an dünnen Kartoffel- oder Kohlrabischeibchen fand er, daß die Teilungen größtenteils unterdrückt waren, wenn die betreffenden Stückchen gleich nach der Verwundung durch einen kräftigen Wasserstrahl ausgewaschen wurden. Wurden aber solche gründlich abgespülten und von „Wundhormonen" befreite Kohlrabi-

stücke nachträglich mit Gewebebrei von anderen Zellen beschmiert, so war auch sofort wieder die Teilungsfähigkeit der Kerne und Zellen angeregt. Bei Versuchen mit Blättern erwiesen sich namentlich die gewisser *Crassulaceen* als sehr brauchbar. Sie wurden teils geschnitten, teils wurde ihnen nur die Epidermis abgerissen. Die Wundfläche verlief in letzterem Falle dann zwischen den Zellen, ohne sie selbst zu verletzen. Nach dem Schneiden

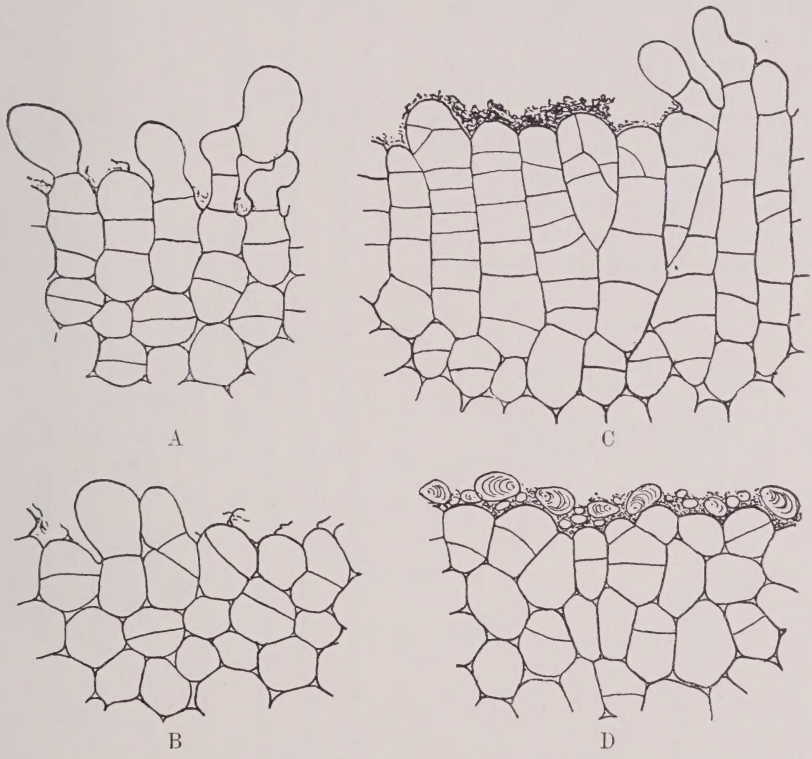


Abb. 101. *Brassica oleracea var. gongylodes.* Zellteilungen unter den Wundflächen von vier Sektoren der Scheibe einer Stammknolle.
A Wundfläche nicht abgespült. B desgl. mit Wasser abgespült. C desgl. abgespült und mit Kohlrabibrei bedeckt. D desgleichen abgespült und mit Kartoffelbrei bedeckt. (Nach Haberlandt.)

wurden Wundhormone produziert, und es ließen sich Teilungen beobachten. Bei dem einfachen Abreißen erfolgte dagegen nur einfaches Auswachsen der vorhandenen Zellen zu Kallusblasen.

Bauer (1924) führt die Zellteilung bei Scheiben von Kohlrabi und Kartoffeln dagegen auf Verminderung der Oberflächenspannung zurück.

Durch Wundreiz können auch in Pflanzenhaaren zahlreiche Teilungen hervorgerufen werden, auch Durchwachsungen abgestorbener Haare durch epidermale Nebenzellen werden beobachtet. Haberlandt glaubt, daß diese Wundhormone bei Gallen- und Thyllenbildungen und besonders bei der Befruchtung, wo die Eizelle durch den eindringenden Spermakern verletzt wird, in Frage kommen.

In einer weiteren Mitteilung berichtet Haberlandt (1921) über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarcki-*

ana. Durch Quetschung oder Anstechen der Fruchtknoten mit einer feinen Stahl- oder Glasnadel wurden im Embryosack anormale Zellteilungen erzielt. In 3 Fällen wurden Anfänge der parthenogenetischen Entwicklung der Eizelle beobachtet. An den Wänden angestochener Fruchtknoten wurden Kallushaare und Kalluspolster gebildet. Eine Woche nach der Operation fanden sich hin und wieder im Embryosack einer verletzten Samenanlage einzelne Nuzelluszellen nach Art von Thyllen oder Kallusblasen hineingewachsen, oder sie hatten durch Teilungen kleine flache Polster gebildet. Wiederholt nahmen diese Sprossungen den Charakter von mehr oder minder vollkommen ausgebil-

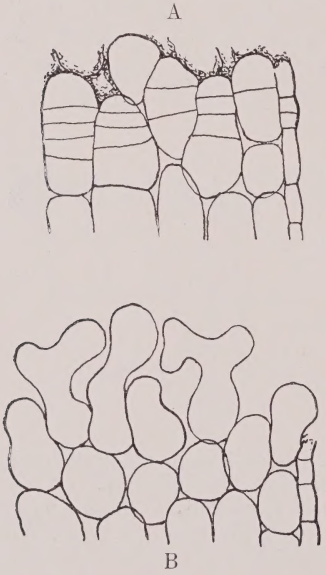


Abb. 102. *Sedum spectabile.* A Zellteilungen unter einer Schnittfläche des Blattes. B Callusblasen auf einer Reißfläche. (Nach Haberlandt.)

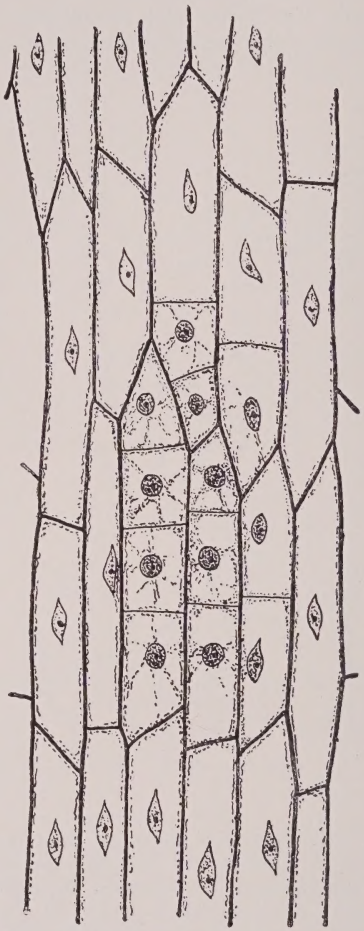


Abb. 103. *Pelargonium zonale.* Gruppe von Epidermiszellen einer „abgerieben" Infloreszenzachse, die sich infolge intrazellulärer Verwundung geteilt haben. Keine Zelle war abgestorben. (Nach Haberlandt.)

deten Nuzellarembryonen an. Mehrmals fanden sich auch monströse Nuzellarembryonen in den Embryosäcken verletzter Samenanlagen vor.

Die parthenogenetische Entwicklung des Endosperms in den verletzten Samenanlagen ließ sich jedesmal beobachten, wenn Nuzellushaare oder Nuzellarembryonen entstehen. Die Kerne zeigen die haploide Chromosomenzahl. Haberlandt weist darauf hin, daß bei *Ficus Roxburghii* durch die Stiche des eierlegenden Insektes *(Eupristes)* Nuzellarembryonen erzeugt werden, was auch auf Wundhormonbildung zurückzuführen sei.

Reiche (1924) konnte durch die Injektion arteigener Gewebesäfte und Zellpartikel in das Interzellularsystem von Stengeln und Blattstielen

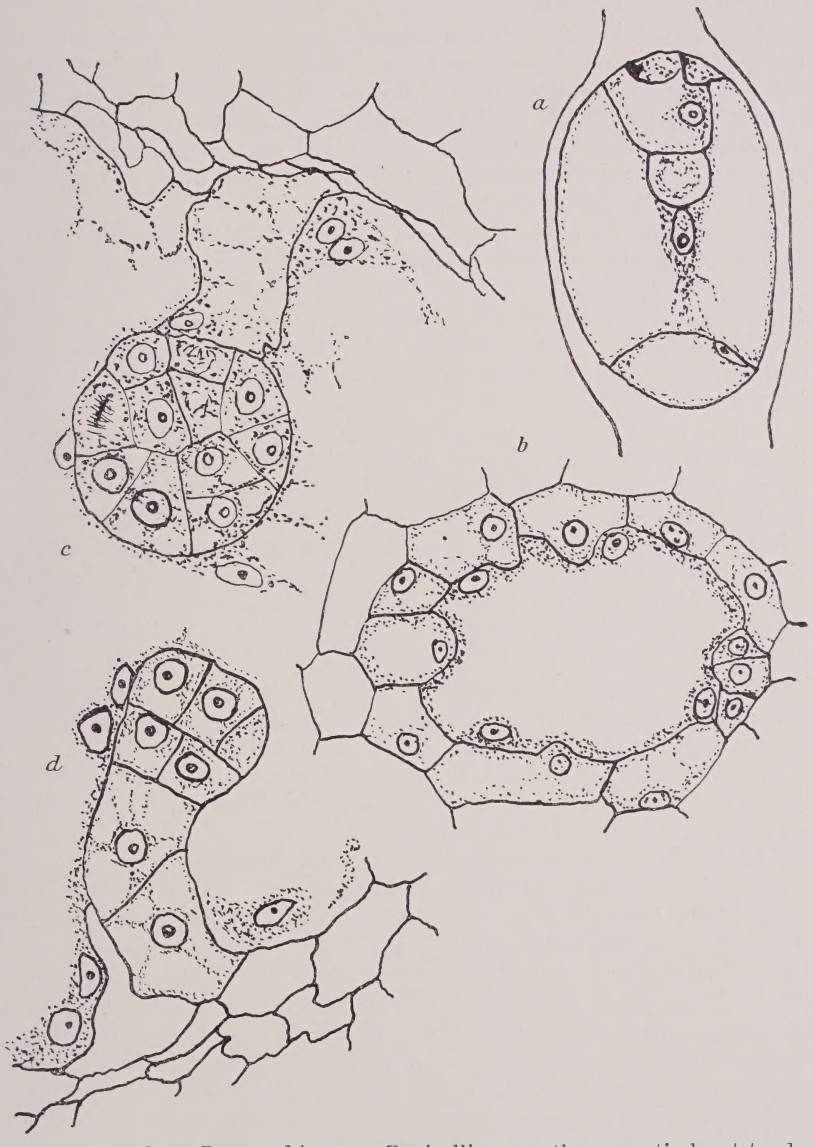


Abb. 104. *Oenothera Lamarckiana.* a Zweizelliger, parthenogenetisch entstandener Embryo. b Querschnitt durch den Embryosack einer verletzten Samenanlage eines nicht kastrierten Fruchtknotens; papillöse Verwölbung der Nuzelluszellen; rechts Anlage eines Nuzellarembryo. c und d zwei Nuzellarembryonen, die im Embryosack einer verletzten Samenanlage einander gegenüber entstanden sind. Vergr. 660. (Nach Haberlandt 1921.)

verschiedener Pflanzen noch in weiter Entfernung von der Injektionsstelle Dauerzellen, die an die Interzellularen grenzen, zu erneutem Wachstum und zur Teilung anregen. Sie schließt hieraus, daß auch bei der gewöhn-

lichen Verwundung in den Zersetzungsprodukten der getöteten Zellen die Ursache zu suchen ist, welche die Teilungen der angrenzenden unversehrten Zellen auslöst.

In den injizierten Bereichen wird eine typische „Wundreaktion", einerseits Teilung (meist verbunden mit Streckungswachstum der betreffenden Zellen), andererseits kallöse Wucherung ausgelöst. Beide Teilvorgänge der Reaktion zeigen in ihrem Auftreten eine deutliche Beziehung zum Injektionsrückstand. Sie sind jeweils beschränkt auf den Ort, an welchem beim Eintrocknen der Injektionsflüssigkeit Zellpartikel, bzw. die Ausfällungen des Gewebesaftes abgelagert werden.

Regelmäßige Teilung tritt nur unmittelbar unter einer Ablagerungsschicht ein. Die neu auftretenden Zellwände stehen hier stets senkrecht zur Diffusionsrichtung der von den Interzellularen her in die Zellen eintretenden Reizstoffe. Bei einseitiger Reizung wandert der Zellkern zunächst chemotaktisch gegen den betreffenden Interzellularraum zu, und die bei der darauffolgenden Teilung entstehenden Tochterzellen sind von sehr ungleicher Größe.

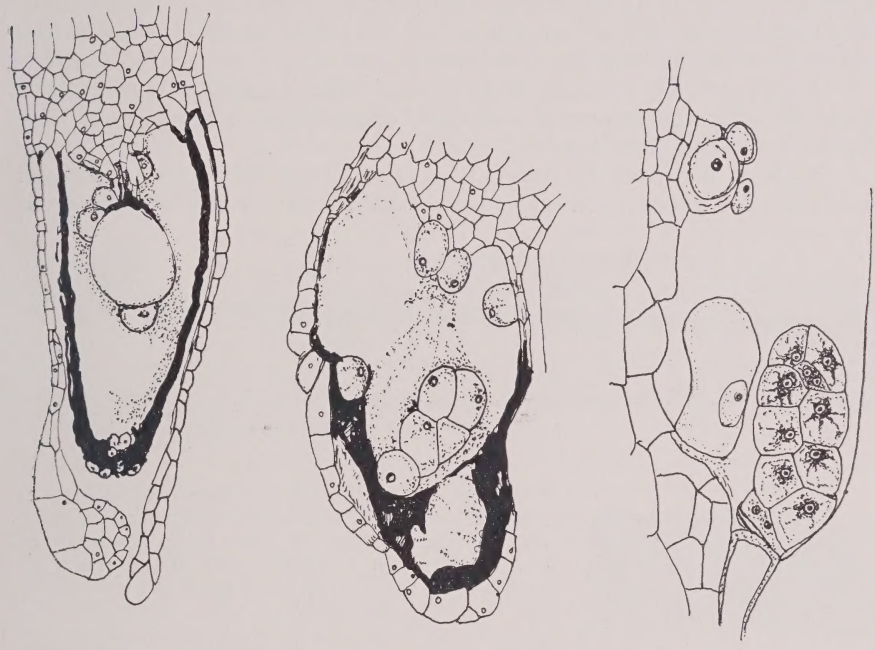
Kallöse Wucherung setzt mehr oder minder ausgiebig an den weiteren Luftgängen aller untersuchten Objekte ein, falls die Wandzellen nicht zu stark überschichtet wurden. Sie führt zu einem vollkommenen Umwachsen der Injektionsreste, da sämtliche den Resten benachbarte Zellen zu Blasen oder Schläuchen auswachsen, welche sich gegen das Reizzentrum hin krümmen. In den weiten Luftkanälen von *Nymphaea*-Arten wachsen nicht nur die unmittelbar an der Grenze der Injektionsreste liegenden Zellen zu Schläuchen aus, sondern auch solche in mehr oder minder weiter Entfernung. Dann fällt die chemotropische Krümmung der Kallusschläuche gegen die Injektionsreste besonders auf. Wenn sich solche Reste, was häufig geschieht, auf den in die Luftkanäle hineinragenden Armen der Trichoblasten ablagern, wachsen die Kallusschläuche an diesen oft bis zur Spitze empor.

Die „Wundhormone" können daher außer durch Diffusion in lebenden Zellen auch interzellular oder im Lumen von Gefäßen und mechanischen Fasern durch Kapillaritätskräfte fortgeleitet werden.

Andererseits sei aber darauf hingewiesen, daß Michaelis (1925) bei *Epilobium*-Bastarden starkes Wachstum von Nuzelluszellen neben gleichzeitiger Embryobildung, sowie Nuzellarsprossungen beobachtete. Die Nuzelluszellen wölben sich, soweit sie am Embryosack liegen, weit in diesen vor und übertreffen oft den Embryo an Größe. Vielfach treten nun in diesen Zellen noch Teilungen ein, so daß zwei- bis achtzellige Gewebekörper in den Embryosack hineinragen, doch betrachtet Michaelis diese nicht als Adventivembryonen. Wenn man nun auch diese Erscheinungen als durch Wundhormone veranlaßt deuten kann, da tatsächlich viele abgestorbene Elemente sich in solchen Embryosäcken vorfinden, so ist doch hier als primäre Ursache die Bastardierung anzusehen. Immerhin kann man auch annehmen, daß infolge der Bastardierung nur die Degeneration mancher Zellen veranlaßt wird und daß dann erst die „Nekrohormone" zu Zellteilungen führen.

Wenn die Theorie Haberlandts auch von einer Reihe von Autoren scharf kritisiert worden ist, so kann sie doch nach den Anschauungen anderer Forscher in ihren Grundzügen aufrecht erhalten werden. Nach Brieger (1924) bedürfen nur einzelne Punkte, wie die Vorstellungen über die „überreizten Zellen" und das Auftreten eines „Leptomhormons"

einer Korrektur. Man darf aber auf der anderen Seite nicht zu weit gehen und verlangen, daß alle Fälle, in denen pflanzliche Dauergewebezellen in den embryonalen Zustand zurückversetzt werden, auf der Basis der Wundreiztheorie erklärt werden können. Verschiedene Ursachen können denselben Effekt haben. Ganz außerhalb der Diskussion möchte Brieger vorläufig die Frage der Embryoentwicklung lassen. Eine zu weite Fassung der Theorie hat zu leicht schädliche Unklarheiten zur Folge.



1 2 3

Abb. 105. 1 *Epilobium hirsutum* ♀ × *Ep. Dodonaei* ♂. Nach 221 Stunden fixiert. Embryo und Nuzellus degeneriert. Einzelne Nuzelluszellen sind stark hypertrophiert. Vergr. 200. 2 Dasselbe schief getroffene Samenanlage mit Adventivsprossung und hypertrophierten Nuzelluszellen. Vergr. 200. 3 *Ep. montanum* ♀ × *Ep. angustifolium* ♂. Nach 161 Stunden fixiert. Degenerierender Embryo und hypertrophierte Nuzelluszellen. Vergr. 450. (Nach Michaelis 1925.)

Jedenfalls scheint die Verwendung des Ausdruckes „Hormon", der in der Tier- und Humanphysiologie gebräuchlich ist, ohne selbst dort ganz eindeutig definiert zu sein, unzweckmäßig.

Das Auftreten von Zellteilungen ist nur eine von Haberlandt willkürlich herausgegriffene Phase der Wundreaktion. Nach Brieger ist die primäre Reaktion des Wundreizstoffes eine Oxydaseanreicherung, auf die dann teils Wundgummireaktion mit folgender Gummosis, teils Wachstumsreaktion mit nachfolgender Bildung von Intumeszenzen, teils Teilungsreaktion mit nachfolgender Bildung eines Wundmeristems erfolgt. Mit der Oxydaseanreicherung parallel geht die schon lange bekannte Steigerung der Atmung und die unbedingte Notwendigkeit des Vorhandenseins von Sauerstoff.

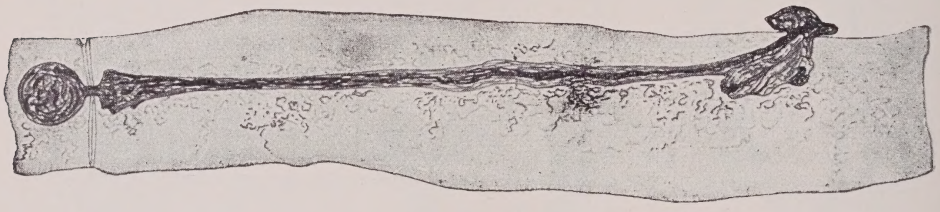
In einer weiteren Arbeit geht Brieger (1925) auf die Thyllenbildung ein und kommt zu dem Ergebnis, daß die Thyllenbildung mit dem Altern

oder Absterben von Geweben in Beziehung steht, gleichzeitig betont er nochmals die Wichtigkeit der Anwesenheit von Sauerstoff.

Durch den Wundreiz kommt es ferner zu einer sehr eigenartigen Reaktion auf die Zellkerne selbst. Anscheinend infolge des Zerreißens der Plasmodesmen und der Verminderung des Turgordruckes in den benachbarten Zellen werden die Kerne durch die Tüpfel der Zellwand in die benachbarten Zellen hineingepreßt. Diese Beobachtungen wurden zuerst von Miehe (1901) gemacht. Die Kerndruckpressungen gehen meistens in Richtung auf den verletzenden Eingriff zu. Auch von Körnicke (1901) werden derartige Kerndurchpressungen beschrieben.

Ferner wurden Kerndurchpressungen von Schrammen (1902) durch Einwirkung hoher und niedriger Temperaturen (siehe dort) auf den Sproß von *Vicia faba* erzielt.

Endlich berichtet Schürhoff (1905) über Kerndurchpressungen besonders bei *Iris germanica*. Der Kern behält, soweit er nicht durchgepreßt



a

b

Abb. 106. *Iris germanica*. Epidermiszellen nach raschem „Abziehen" mit Kerndurchpressungen. Jedesmal ist nur ein Teil des Kerns durch die Zellwand durchgetreten, in a hat sich sogar der fadenförmig ausgezogene Kern durch eine ganze Zelle hindurch bis in eine dritte Zelle erstreckt. Unmittelbar vor dem letzten Wanddurchtritt hat sich die Kernmasse etwas gestaut. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff.)

ist, seine netzartige Struktur, während die durchgepreßten Teile sich mit Safranin intensiv rot färben. Man sieht häufig, daß sich die Kernmasse vor den Poren staut, ein Zeichen, daß eine wirkliche Durchpressung eintritt.

Ferner stellte Schweidler (1910) fest, daß nach Verletzung der Epidermiszellen in den Blättern von *Moricandia arvensis* ein Teil des eiweißhaltigen Zellsaftes aus den subepidermalen Myrosinzellen in die ihnen anliegenden Epidermiszellen hinübertritt. Die Wanderungen erfolgen stets in der Richtung nach der Wunde hin. Diese „traumatogenen" Bewegungsvorgänge werden durch Absinken des Turgordruckes, welches auf die Verletzung der Zellen folgen muß, erklärt.

Die Frage nach dem Verhalten des Kerns im Kallusgewebe, das in den untersuchten Fällen ausnahmsweise auch mehr als einen Kern in jeder Zelle enthalten sollte, hat zuerst Massart (1898) behandelt. Er gibt an bei *Ricinus*, *Cucurbita* und *Tradescantia* nach Verwundung vorwiegend Amitosen beobachtet zu haben.

Demgegenüber berichtet Kny (1896) bei seinen Versuchen über die Richtungsbeeinflussung neuentstehender Scheidewände, daß bei Kartoffelscheiben im Wundperiderm die Spindel der Mitose immer senkrecht zur Wundfläche orientiert war. Auch in seiner späteren Arbeit über dasselbe

Thema bleibt Kny (1902) bei diesen Angaben und beruft sich noch auf Němec (1899), der sich folgendermaßen ausspricht: „Untersucht man die Scheiben der Kartoffelknollen auf ihre Kernteilung, so findet man, daß schon die achromatischen Figuren senkrecht auf die Richtung der sich später bildenden Scheidewand entstehen."

Ferner fand Nathansohn (1900), daß beim Wurzelvegetationspunkt von *Vicia faba*, der durch Längsspaltung halbiert war, während der Regeneration der fehlenden Hälfte nur Mitosen sich vorfanden. Auch er konstatierte nochmals, daß beim Wundperiderm der Kartoffelknollen sich nur Mitosen bildeten. Ferner fand er beim Kallusgewebe an abgeschnittenen Zweigen von *Sambucus nigra* nur Mitosen. Nur bei *Populus nigra* will Nathansohn im Kallus auch Formen beobachtet haben, die als amitotische Teilungen zu deuten seien, doch fanden sich daneben stets auch mitotische Teilungen.

Durch Schürhoff (1905) wurde nachgewiesen, daß die Kernteilung im Wundmeristem und im Kallus nur durch Mitose erfolgt. Die Ausnahmestellung, die Nathansohn für *Populus nigra* glaubte angeben zu dürfen, läßt sich nicht aufrecht erhalten, sondern die als Amitosen angesprochenen Bilder finden ihre Erklärung in der besonderen Ausbildung der Scheidewand.

Den Anreiz zur Bildung des Wundgewebes sieht Schürhoff teils in den Zugwirkungen des Gewebes auf die reagierenden Zellen, teils in dem Turgor der betreffenden Zellen. Auf diese Weise werden die Zellen gedehnt und die Kern-Plasmarelation wird gestört, durch eine Teilung der Zelle senkrecht zur Dehnung wird die Kern-Plasmarelation wieder hergestellt, bis ein Ausgleich gegenüber den Zug- und Turgorwirkungen stattgefunden hat.

Der Kern der Nachbarzellen wandert schnell nach der der Wunde zunächstliegenden Zellwand. Nach mehreren Stunden schickt er sich zur Teilung an; die von Nestler (1898) beobachtete Vergrößerung der Kerne findet ihre Erklärung in der Vorbereitung zur Mitose.

Über traumotaktische Bewegungen des Zellkerns berichtet zuerst Tangl (1885), der an in feuchten Sägespänen gehaltenen Zwiebeln von *Allium cepa* eine Verlagerung des Kernes und des Protoplasmas der äußeren Epidermis infolge Verwundung feststellte. Ähnliche Beobachtungen machte Nestler (1898) bei verschiedenen Pflanzen, vor allem fand er, ebenso wie Tangl, daß bei Längseinschnitten die Kerne in Reizstellung bleiben und nicht wieder an ihre ursprüngliche Stelle zurückkehren. Němec (1901) verwundete Wurzelspitzen von *Allium cepa* und stellte dann die Schnelligkeit der Ausbreitung der Wundreizreaktion fest.

Miehe (1901) gibt an, daß bei den Regenerationsvorgängen im Blatte von *Tradescantia* das erste Anzeichen, welches das Austreiben der Zelle an einem bestimmten Punkte ankündigt, darin besteht, daß ihr Kern dorthin wandert und sich hier der Zellmembran dicht anschmiegt. Die Stelle baucht sich dann sanft aus und zwar ganz umschrieben, etwa soweit der Kern der Wand anliegt. Dann zieht sich der Kern zurück, bleibt aber in der Nähe und steht mit der dicken Plasmaschicht im Zellende durch Plasmastränge in dichter Verbindung.

Bei dieser Gelegenheit sei noch erwähnt, daß der Galvanotropismus der Wurzeln nach den Untersuchungen von Gaßner (1923) u. A. nichts weiter ist als eine traumatropische Krümmung, hervorgerufen durch die polare Schädigung der positiven Wurzelseite. Eine ausführlichere Arbeit hierüber

liegt von Zeidler (1925) vor. Es ergab sich, daß von der normalen, unbehandelten Zelle ausgehend bis zur vollständig getöteten Zelle, sich insgesamt fünf Grade von Schädigung durch den galvanischen Strom unterscheiden lassen:

Grad 1: Zytoplasma unverändert. Kern: Das Chromatin innerhalb der Kernhöhle beginnt sich an der Kern-Anodenseite zusammenzuballen, dadurch entsteht um den Nukleolus eine Vakuole (Abb. 109 a, 1).

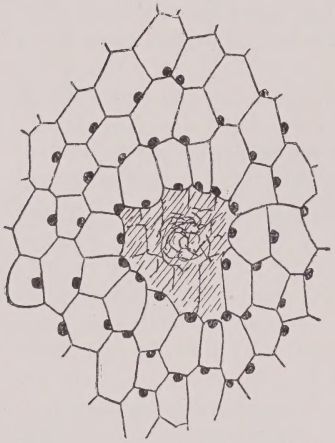


Abb. 107. *Tradescantia fluminensis.* Stück der Epidermis, mit einer feinen Glasnadel verwundet. In der Nachbarschaft des aus einigen abgestorbenen Zellen bestehenden Wundkomplexes haben sich die Kerne nach 24 Stunden den nach der Wunde hin gerichteten Zellwänden dicht angelegt. Vergr. 63. (Nach Miehe.)

Abb. 108. *Tradescantia virginica.* Epidermiszellen in Regeneration begriffen. Drei Tage nach der Verwundung. Vergr. 320. (Nach Miehe.)

Grad 2: Zytoplasma unverändert. Kern: Das Chromatin legt sich in breiten Streifen der der Anode zugekehrten Kernwand an, der Nukleolus liegt noch in der Mitte der Zelle (Abb. 109 a, 2).

Grad 3: Zytoplasma unverändert. Kern: Der Nukleolus ist auch in der Anodenrichtung verlagert und liegt dem Chromatin an, das sichelförmig an der Kern-Anodenwand verteilt ist. Oft ist auch die Kernwand ausgebuchtet, so daß Chromatin und Nukleolus in dem spitzen Ende der jetzt eiförmigen Kernhöhle liegen. Hinter dem Kern beginnt eine größere oder kleinere Vakuole (Abb. 109 a, 3 a und 3 b).

Grad 4: Zytoplasma unverändert. Kern: Chromatin und Nukleolus nicht mehr, wie bisher, durch verschiedene Färbung differenziert; die gleichmäßig durch Safranin gefärbte, grobkörnig scheinende Kernsubstanz liegt der Kern-Anodenwand an. Diese Kernwand ist meist nach der Anode zu

stark ausgebuchtet, an der Kathodenseite der Kernhöhle ist eine große Vakuole sichtbar (Abb. 109 4 a und 4 b).

Grad 5: Zytoplasma unverändert. Kern: Eine Verlagerung innerhalb der Kernhöhle ist nicht zu beobachten. Der Kerninhalt ist mit Safranin gleichförmig stark ausgefärbt. Der Nukleolus ist nicht mehr sichtbar, seine Bestandteile sowie das Chromatin bilden eine nicht näher differenzierte einheitlich grobkörnige Masse (Abb. 109 5).

Die Beobachtungen zeigen, daß in erster Linie der Kern durch den elektrischen Strom schädlich beeinflußt wird, während das Zytoplasma, abgesehen von den vollständig abgetöten Zellen, keine Veränderung aufweist.

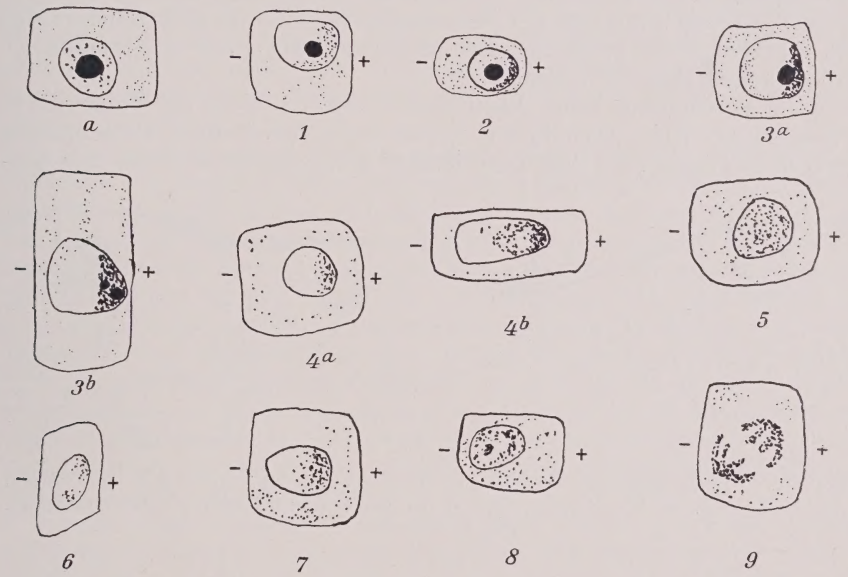


Abb. 109. *Vicia faba*. Schädigung durch Einwirkung des elektrischen Stromes. a normale Zelle. 1—3 b Zellschädigungsgrade, 1—3 in sofort nach Stromdurchgang fixierten Wurzeln. 4 a—5 Zellschädigungsgrade, 4 und 5 in sofort nach Stromdurchgang fixierten Wurzeln. 6—9 geschädigte Zellen in weiter kultivierten Wurzeln. (Nach Zeidler 1925.)

Nach zwölfstündiger Weiterkultur in Wasser ließen sich folgende Unterschiede der Schädigung erkennen:

Grad 1: Zytoplasma unverändert. Kern: Chromatin und Nukleolus sind gleichmäßig von Safranin gefärbt. Die Verlagerung des Chromatins nach der Anodenwand des Kerns ist immer noch feststellbar (Abb. 109 6).

Grad 2: Zytoplasma mit Safranin stärker gefärbt als das gesunder Zellen. Kern: Gleichmäßig mit Safranin gefärbt, abgesehen von einer zuweilen beobachteten Vakuole an der Kathodenseite (Abb. 109 7), hier und da ist die Kontur des Nukleolus wahrzunehmen (Abb. 109 8).

Eine besondere Besprechung erfordern diejenigen Zellen, die während der Kernteilung von dem elektrischen Reiz betroffen wurden. In Übereinstimmung mit den obigen Beobachtungen zeigte sich auch hier, daß die in Teilung betroffenen Zellen offensichtlich widerstandsfähiger sind, als die Zellen mit ruhendem Kern. Das Zytoplasma dieser Zellen färbt sich zwar

ebenfalls mit Safranin stärker als das intakter Zellen, zeigt also eine Schädigung, jedoch weisen die Chromosomen eine durchaus normale Lage in der Kernteilungsfigur auf.

So zeigt auch die Untersuchung der nach zwölfstündiger Weiterkultur fixierten Wurzeln deutlich die polare Schädigung der Anodenseite der Wurzeln. Vergleichen wir die Schädigungsbilder mit den bei den gleichen Stromstärken erhaltenen Krümmungen, so ergibt sich, daß Strommengen, die typisch negativ galvanotropische Krümmungen auslösen, stets bereits solche sind, die mikroskopisch feststellbare Schädigungen der Zellen der Wurzelanodenseite hervorrufen. Da diese mikroskopisch feststellbaren Schädigungen mit steigender Strommenge ansteigen, so erklärt sich ungezwungen, daß mit steigender Strommenge bei direkter Elektrodenreizung die negativ galvanotropischen Krümmungen durch positive Schädigungskrümmungen abgelöst werden.

Die Verwundung selbst kann nach Němec (1910) die Teilungen in verschiedener Weise beeinflussen, woraus dann verschiedene Abnormitäten resultieren können, die man noch längere Zeit nach der Verwundung fest-

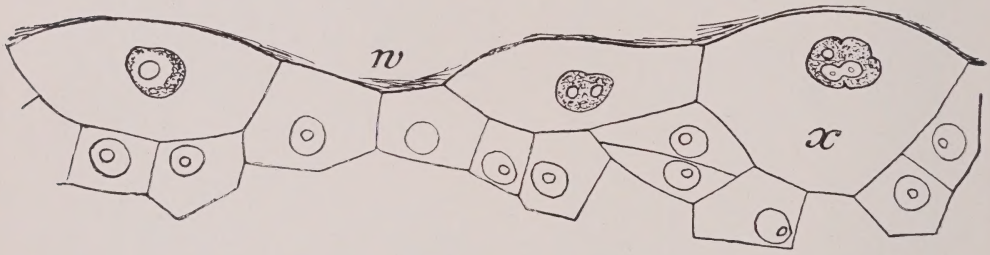


Abb. 110. *Pisum sativum.* Partie aus einer gequetschten und nach zwei Tagen fixierten Wurzel. w Wundfläche. In den großen Zellen befinden sich Fusionskerne. (Nach Němec.)

stellen kann. Aber es muß hervorgehoben werden, daß es keine Beeinflussung der Kern- und Zellteilung gibt, die für die Verwundung spezifisch wäre. Alle die Abnormitäten, welche man nach der Verwundung treffen kann, können auch durch verschiedene andere äußere Faktoren, welche schädlich auf das meristematische Gewebe einwirken, hervorgerufen werden.

Die Verwundung bringt einerseits traumatropische Kernbewegungen hervor, andererseits ein Zusammenfließen der kleinen Vakuolen im Zytoplasma meristematischer Zellen, so daß diese dann den Zellen der Dauergewebe nicht unähnlich sind. Durch die Vakuolenvergrößerung können die Chromosomen zu unregelmäßiger Verteilung gezwungen werden, wodurch unregelmäßig geformte Kerne entstehen, auch können mehr als zwei Kerne entstehen. Es kann auch durch den Wundreiz eine Degeneration der Spindelfasern bewirkt werden, wodurch zwei- und mehrkernige Zellen oder Zellen mit unvollendeter Scheidewand, ferner abnorm große Zellen mit abnorm großen Kernen hervorgerufen werden.

An gequetschten Wurzeln beobachtete Němec (1910), daß Kernteilungen eingestellt wurden, Chromosomen unregelmäßig verteilt, die Teilungsrichtungen beeinflußt wurden usw. Man findet in solchen Wurzelspitzen viele abnorm große Kerne, die einesteils durch Einstellung der Zellwandbildung und Kernverschmelzung, anderenteils durch Einwandern

eines zweiten Kerns in eine einkernige Zelle und nachträgliches korrelatives Wachstum der Zelle entstanden sein können.

Weitere Untersuchungen über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns liegen vor von Ritter (1911), der in der Hauptsache mit der morphologisch oberen Epidermis der Zwiebelschalen von *Allium cepa* experimentierte. Nach einem senkrecht zur Längsachse der Epidermiszellen ausgeführten Quereinschnitt rückten die Zellkerne in der Mehrzahl der Fälle von der Zellmitte an eine der Seitenwände und dann an dieser entlang gegen die Wunde hin. Nach 18—19 Stunden waren die Kerne, umgeben von einer starken Plasmaansammlung der der Wundfläche benachbarten Wand angelagert (= maximale Reaktion). Hierauf wanderten die Kerne in gleicher Richtung weiter, so daß sie nach 3—4 Tagen wieder an ihrer normalen Stelle angelangt waren. Die Protoplasmaansammlung verschwand während dieser Zeit. Von oben gesehen legte der Kern während der traumatotaktischen Verlagerung einen im Uhrzeigersinne verlaufenden ellipsenförmigen Weg zurück. —

Die Reaktion erfolgt übrigens nicht in allen Zellen gleich schnell und bleibt auch in einzelnen Zellen ganz aus. Beim Rückgange kehren die Kerne nicht immer genau an ihre Ausgangsstelle zurück, sondern bleiben oft an der Seitenwand liegen, ohne bis zur Zellmitte zu gelangen. Die Kernwanderung ist in vier bis fünf Zellenlängen sichtbar und zwar nimmt mit wachsender Entfernung von der Wunde die Geschwindigkeit der Reaktion ab. In den an die verletzten angrenzenden Zellen geht die Traumatotaxis zuerst zurück. In den entfernteren dauert es länger, bis der Kern seine ursprüngliche Lage wieder eingenommen hat. Es sind demnach bei diesen die Kerne auch nicht in maximaler Reizstellung, wenn dies in den an die Wundfläche angrenzenden der Fall ist. Hiermit bestätigt sich die Beobachtung Němecs, daß Reizrückgang nahe der Wunde schon eintritt, trotzdem am entfernteren Ende der Reiz noch fortschreitet.

Nach einem Längseinschnitt bewegt sich der Kern von der Außenwand direkt auf die der Wunde zugekehrte Seitenwand zu, wo er nach 14 Stunden eintrifft. Starke Plasmaansammlung findet nicht statt. Ein Zurückwandern der Kerne ließ sich entgegen den Angaben von Nestler sehr wohl beobachten, aber freilich nur in den von der Wunde entfernteren Zellen. Daß bei dieser Verwundungsart die maximale Reaktion rascher eintritt wie bei Querschnitten, ist wohl auf die kürzere Strecke, welche die Kerne zu durchwandern haben, zurückzuführen. Die Reaktion ist oft durch fünfzehn Zellreihen hindurch sichtbar, doch ist die Wirkungssphäre des Wundreizes in Millimetern gemessen, nicht größer wie bei Quereinschnitten, da die Epidermiszellen drei- bis viermal solang als breit sind. Stich- und Brandwunden wirken in gleicher Weise wie eine Kombination von Quer- und Längseinschnitt.

Messungen nach erfolgter maximaler Reaktion ergaben eine allmähliche Größenzunahme der Kerne nach der Wunde zu.

Infolge der Verwundung entsteht in den benachbarten intakten Zellen eine Protoplasmabewegung. Diese hört auf, sowie der Kern wieder seine normale Lage eingenommen hat. Die Traumatotaxis findet, wie eine Protoplasmabewegung, nur bei Sauerstoffgegenwart statt. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Plasmabewegung die primäre Folge der Verwundung; der Kern wird rein passiv transportiert.

Ferner läßt sich die Epidermis der Zwiebelschale auch zum Nachweis

der Chemotaxis des Zellkerns benutzen. Der Kern wird durch Salze, Basen, organische Säuren, sowie Kohlehydrate chemotaktisch verlagert.

Diese Chemotaxis des Zellkerns kann als Nachweis einer Endosmose von Substanzen in die lebenden Zellen dienen, ferner auch zum Nachweise der Exosmose bei Pollenschläuchen, keimenden Pilzsporen, Wurzeln und Wurzelhaaren.

Nachdem Haberlandt (1921) durch Abbürsten der Oberseiten junger Laubblattspreiten von *Pelargonium zonale* zahlreiche Epidermiszellen zu haarartigen Sprossungen veranlaßt hatte, wandte er (1925) die gleiche Methode auch bei den Blättern von *Alnus glutinosa* an. Hier wuchsen jedoch die Epidermiszellen nicht aus, dagegen wurden Zellulosebalken quer durch die Schließzellen angelegt. Die Entwicklungsgeschichte zeigte, daß die Anlagen zuerst um den Kern herum gebildet werden, der dann von den Zellulosebalken eingeschlossen wird und degeneriert. Auf diese Weise werden die Schließzellen kernlos, dabei leben sie aber weiter.

An dieser Stelle sind ebenfalls die „Pfropfbastarde" zu behandeln, doch interessieren uns hier nur die zytologischen Befunde. Wir wissen, daß *Laburnum Adami*, *Crataegomespilus* sowie die von Winkler experimentell hergestellten *Solanum*-„Pfropfbastarde" Chimären sind. Doch tritt Winkler (1910) dafür ein, daß in *Solanum Darwinianum* tatsächlich ein echter Pfropfbastard vorliegt, der durch Verschmelzung zweier vegetativer Zellen von Nachtschatten und Tomate entstanden sein soll. Daß tatsächlich Kernverschmelzungen im Kallus bei Pfropfungen auftreten, konnte Winkler durch das Auftreten tetraploider Vegetationspunkte und durch Isolierung der auf diese Weise entstandenen tetraploiden Rassen nachweisen. Zwei der tetraploiden Formen entstanden als Periklinalchimären, die eine als tetraploide Form von *Sol. lycopersicum*, die andere als tetraploide Form von *Solanum nigrum*. Um die tetraploide Form rein zu erhalten war es noch nötig, sie aus der Nachtschattenhaut bzw. Tomatenhaut herauszuholen. Zu diesem Zwecke wurde ein gut bewurzelter Steckling entgipfelt und vollständig entknospt. Er fängt dann sehr bald an Ersatzsprosse zu bilden, die sich zum größten Teile ohne Mitbeteiligung der Epidermis des Muttersprosses aufbauen, d. h. ausschließlich aus dem Gewebeinnern entstehen. Bei Sektorialchimären erhält man durch Isolierung der beiderseitigen Achselsprosse die betreffende Form rein.

Für die Entstehung der Tetraploidie liegen drei Möglichkeiten vor.

1. Es wäre denkbar, daß unter dem Einflusse der in dem Kallusgewebe herrschenden Verhältnisse in einer normal diploiden Zelle eine Chromosomenverdopplung veranlaßt worden wäre;

2. wäre denkbar, daß schon in der normalen Pflanze einzelne heteroploide Zellen vorhanden wären, von denen eine tetraploide zum Aufbau des Kallusgewebes mit herangezogen wurde;

3. wäre denkbar, daß die beiden Kerne zweier normal diploiden Zellen miteinander zu einem tetraploiden Kern verschmolzen wären.

Winkler hält die letztgenannte Entstehungsweise für am wahrscheinlichsten.

Es war eigentlich anzunehmen, daß Kernverschmelzungen im Kallus leichter bei Pfropfungen mit derselben Art vor sich gingen, in der Tat entstanden aber die bisher erhaltenen drei sicher tetraploiden Individuen und die Mehrzahl der vielleicht tetraploiden an regenerierenden Pfropfungen von *Sol. lycopersium* auf *Sol. nigrum*.

Die zytologischen Forschungen setzten ein mit Strasburgers Arbeiten über *Laburnum Adami* (1905, 1907). Wenn es sich hier um einen Pfropfbastard handelte, der durch Verschmelzung diploider Kerne von *Laburnum vulgare* und *Cytisus purpureus* zustande gekommen wäre, so hätten sich hier tetraploide Kerne finden müssen, es waren jedoch die Kerne stets diploid.

Dann stellte Winkler (1909) seine „Pfropfbastarde" aus *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* her. Strasburger (1909) stellte jedoch fest, daß es sich hier ebenfalls um diploide Zellen handelte, er fand keine Kernwanderung, keine Kernverschmelzung zwischen Reis und Unterlage und bezeichnete daher die „Pfropfbastarde" Winklers als Hyperchimären.

Es zeigte sich ferner, daß der Pollen der „Pfropfbastarde" sich genau so verhielt, als ob er reiner *Solanum nigrum*-Pollen war, oder in anderen Fällen wie *Solanum lycopersicum*-Pollen. Dann teilte Winkler (1909) näheres über die Chromosomenzahlen seiner „Pfropfbastarde" mit. Die Haploidzahl von *Solanum lycopersicum* ist 12, die von *Solanum nigrum* 36. Für *Solanum tubingense*, *Solanum Darwinianum* und *Solanum Gaertneri* fand Winkler ebenfalls die Zahl 36; für *Solanum proteus* und *Solanum Koelreuterianum* die Zahl 12.

In einer weiteren Veröffentlichung gibt Winkler (1910) an, daß *Solanum tubingense*, *Solanum proteus*, *Solanum Koelreuterianum* und *Solanum Gaertneri* Periklinalchimären seien; während *Solanum Darwinianum* zum wenigsten in den subepidermalen Lagen der Sproßspitze ein wirklicher Verschmelzungspfropfbastard sei.

Auf Grund seiner Untersuchungen an tetraploiden Pflanzen kommt Winkler (1916) jedoch zu dem Ergebnis, daß erstens entgegen der Ansicht von Strasburger die Verdopplung des Chromosomensatzes auch dann Bestand haben kann, wenn die Verdopplung nicht in einer Keimzelle vor sich geht, da ja die Gigasformen von *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum* aus somatischen Zellen entstanden sind, und zweitens, daß gelegentlich in ganz großen Gewebekomplexen der tetraploiden Pflanzen die diploide Chromosomenzahl wieder auftreten kann, was natürlich nur durch einen Reduktionsvorgang erreichbar ist.

Der Einfluß chemischer Agentien.

Die Wirkung chemischer Agentien auf die Kern- und Zellteilung ist teils eine direkte, indem die Chemikalien gewisse Bestandteile der Zelle desorganisieren, teils eine indirekte, indem z. B. der Stoffwechsel der Zelle beeinflußt wird, wie vor allem durch indifferente Gase eine Ausschaltung des Sauerstoffes und dadurch eine Verhinderung der Atmung erzielt wird.

Wir werden demnach unterscheiden zwischen Chemikalien mit direkter Wirkung auf den Protoplasten und Chemikalien mit indirekter Wirkung auf den Protoplasten.

a) Die direkte Beeinflussung des Protoplasten durch Chemikalien.

Soweit bisher bekannt, übt nur das Uran in seinen Salzen eine spezifische Wirkung auf das Chromatin aus.

Acqua (1912, 1913) stellte fest, daß eine sehr verdünnte Uranlösung das Wachstum der Wurzelorgane zu hemmen vermag, weil das Salz die

Mitosen verhindert. Läßt man Weizenkörner in einer Uransalzlösung keimen, so werden die Spitzen der Würzelchen gelblich und diese wachsen nicht weiter. Bei kurzem Verweilen in der Uranlösung erscheinen die Kerne schwach gelblich gefärbt, nach längerem Verweilen tritt die Färbung, die sich auf die Zellkerne beschränkt, sehr stark hervor, wahrscheinlich infolge des Niederschlags von gelbem Uranoxyd. Derartig gefärbte Zellkerne färben sich nicht mehr mit Delafields Hämatoxylin oder Boraxkarmin. Das Uransalz zerstört also das Chromatin, wodurch die Tätigkeit des Zellkerns aufhören muß. Ob sich organische Uranverbindungen dabei bilden, oder ob das Salz vermöge seiner Radioaktivität darauf einwirkt, bleibt dahingestellt.

Die Einwirkung chemischer Agentien auf die Kern- und Zellteilung wurde zuerst von Demoor (1895) studiert, der die Einwirkung von Chloroform und Ammoniak auf die Kernteilung in den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* untersuchte. Nach diesen Versuchen wirkt das Chloroform sowohl auf das Zytoplasma wie auf den Kern zuerst fördernd, dann anästhesierend und schließlich tötend. Während aber das Zytoplasma schon relativ früh anästhesiert und getötet wird, dauert dies beim Kern viel längere Zeit, so daß man in Zellen, deren Zytoplasma bereits anästhesiert ist, das Fortdauern der Karyokinese bemerken kann. Bei einer bestimmten Chloroformwirkung ist ferner das Zytoplasma getötet, während der Kern nur anästhesiert ist. Durch Übertragen in reines Wasser kann dann der Kern wieder aktiviert werden.

Bei der Einwirkung verdünnter Ammoniaklösung beobachtete Demoor eine bedeutende Beschleunigung der Plasmabewegung und sah, wie die karyokinetischen Figuren von den lebhaften Plasmaströmen in den verschiedensten Richtungen hin- und herbewegt wurden. Bei längerer Ammoniakwirkung kommt aber das Zytoplasma allmählich zur Ruhe, und es zeigt dann der Kern wieder die normale Orientierung und durchläuft den karyokinetischen Teilungsprozeß in normaler Weise.

Von Samassa (1898) wurden die Angaben Demoors über die Wirkung des Chloroforms auf die Kern- und Zellteilung in den *Tradescantia*-Haaren einer Nachprüfung unterzogen und gefunden, daß sich nach der Chloroformeinwirkung stets Zellplatten bildeten. Samassa kommt daher zu dem Schlusse, daß der Kern bei *Tradescantia* jedenfalls nicht größere Widerstandsfähigkeit gegen äußere Agentien zeige, als das Protoplasma.

Auch von Sabline (1903) liegen Untersuchungen über Beeinflussung der Kernteilung durch Äther, Chininsulfat, Lithiumchlorid, Temperaturdifferenzen und Sauerstoffmangel vor und zwar an den Wurzeln von *Vicia faba*.

Němec (1899) studierte die Einwirkung von Chloroformdämpfen auf die Keimwurzeln von *Vicia faba*, *Phaseolus coccineus*, *Pisum sativum* und *Allium cepa*; er fand, daß hierdurch die Anlage der Spindelfasern statt bipolar häufig multipolar wird, ferner bekommt man auf diese Weise zweikernige Zellen, da sich die Chromosomen schnell zu geschlossenen Kernen rekonstruieren und die achromatischen Fäserchen verschwinden. Sie werden nämlich körnig und an Stelle dieser körnigen Masse erscheinen extranukleare Nukleolen.

Über weitere Ergebnisse der Einwirkung des Chloroforms auf die Kern- und Zellteilung in Wurzelspitzen berichtete Němec 1910. Die Chromo-

somen werden während der Chloroformierung vakuolisiert und verkleben hier und da miteinander, doch trifft dies nur bei freiliegenden Chromosomen ein. Häufig findet ein Platzen der Kernmembran und ein Herausspritzen des Kerninhaltes statt; man findet dann neben der fast leeren, geschrumpften Kernmembran das Kernretikulum und den Nukleolus. Diese Kernteile können später eine kugelige Form annehmen und sich diffus im Zytoplasma verbreiten. Endlich trifft man in manchen Zellen kugelige Körper, welche gegen das übrige Zytoplasma scharf abgegrenzt und mit einer Membran versehen sind, an. Sie enthalten im Inneren entweder eine dichte körnig-flockige oder mehr retikulär fixierte Substanz. Sie besitzt dieselben Eigenschaften, wie jene Substanz, die durch Veränderung der Spindelfasern entsteht.

Auch durch Ätherisieren konnte Němec (1899) zweikernige Zellen erzielen.

Nathansohn (1900) versuchte durch Ätherlösungen amitotische Teilungen in den Wurzelspitzen von *Phaseolus multiflorus*, *Lupinus albus* und *Phalaris canariensis* hervorzurufen, jedoch ohne Erfolg. Dagegen glaubte er einigen Erfolg bei den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* zu haben, obwohl er auch ohne Behandlung Amitosen hierbei beobachtet haben will. Es handelt sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach um gestörte Mitosen.

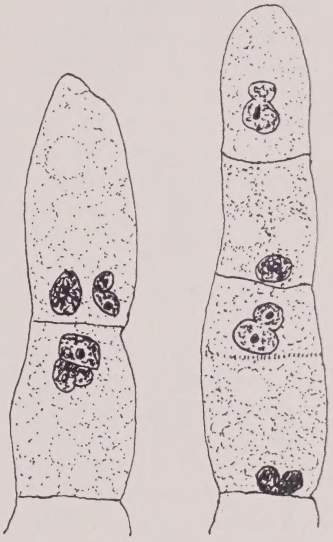


Abb. 111. *Tradescantia virginica*. Staubfädenhaare nach Ätherbehandlung. (Nach Nathansohn 1900.)

Andrews (1905) stellte im gleichen Institut wie Nathansohn ebenfalls Versuche mit Ätherlösungen bei *Tradescantia* und ferner bei *Momordica* an, selbst in 6%igen Ätherlösungen verliefen die Teilungen normal, wobei sogar auch die Scheidewand völlig ausgebildet wurde. Erst eine 7%ige Ätherlösung hielt die mitotischen Erscheinungen auf. Andrews ist der Ansicht, daß der Zellkern unabhängig vom Plasma nicht zur Teilung schreiten kann. Der einzige Grund, warum der Kern länger als das Zytoplasma seine Lebenstätigkeit äußert, liegt in der Notwendigkeit eines gewissen Zeitraumes, welchen das Reagens braucht, um bis zum Kern vorzudringen.

Außerordentlich fruchtbar wirkten die Untersuchungen v. Wasidewskis (1902), der durch 0,75%ige Chloralhydratlösungen eigenartige Abnormitäten bei der Kernteilung erzielen konnte, die er für Zwischenstadien zwischen Mitose und Amitose hielt.

Die Untersuchungen von Němec (1903, 1904) brachten insofern Klarheit in die Ergebnisse v. Wasidewskis, daß sie zeigten, es handelt sich hier um Kernverschmelzungen in Zellen, die durch Zerstörung des Phragmoplasten zweikernig geworden sind.

Zuerst berichtete er (1903, erste Mitteilung) über die Einwirkung von Benzoldämpfen auf die Keimwurzeln von *Pisum sativum*. Schon nach einer 30 Minuten dauernden Einwirkung werden die Teilungen sistiert und die achromatischen Figuren wandeln sich in körnige Plasmamassen um. In

Wurzelspitzen, welche eine Stunde der Einwirkung von Benzoldämpfen ausgesetzt wurden, findet man zahlreiche Zellen, welche mehrere unregelmäßig verteilte Kerne enthalten. Werden nun die Wurzeln in normale Atmosphäre übertragen, so beobachtet man, daß die Kerne in mehrkernig gewordenen Zellen gegeneinanderrücken und miteinander verschmelzen.

Gleichzeitig ließ Němec durch Blazek (1902) den Einfluß von Benzoldämpfen auf die pflanzliche Zellteilung beschreiben. Die Ergebnisse decken sich natürlich mit seinen eigenen Mitteilungen. Insbesondere ergaben die Versuche, daß die Bipolarität der Spindel durch die Auflösung der Fasern verschwindet, daß dann der Kern sich in mehrere (bis fünf) Tochterkerne teilen kann, daß die vegetative Zelle simultan durch mehrere Scheidewände geteilt werden kann und daß jedes einzelne Chromosom die Fähigkeit besitzt, einen selbständigen Kern zu bilden. Es ergibt sich endlich, daß die mehrkernig gewordenen Zellen die Fähigkeit haben, durch Karyogamie wieder einkernig zu werden. Von Stockberger (1910) wurde die desorganisierende Wirkung von Kupfersulfat, Phenol und Strychnin auf die Spindelfasern beobachtet, wenngleich seine Mitteilungen in gewissem Gegensatz zu Němec stehen.

Auch der Aufenhalt in 1%iger Kupfersulfatlösung bewirkte nach 30 Minuten in den Keimwurzeln von *Vicia faba* Degeneration des Phragmoplasten, zweikernige Zellen und Kernverschmelzungen.

Es tritt also in typisch vegetativen Zellen, die mehrkernig geworden sind, Kernverschmelzung auf.

In seiner zweiten Mitteilung berichtet Němec (1903) über die Nachprüfung der Versuche v. Wasiewskis über die Wirkung von 0,75%igen Chloralhydratlösungen auf die Kern- und Zellteilung. Die Beobachtungen wurden an Keimwurzeln von *Pisum sativum* angestellt. Auch hier ergab sich, Degeneration des Phragmoplasten, zweikernige Zellen, Kernverschmelzungen auch zwischen Kernen, die im zweiten Verwandtschaftsgrade stehen (Enkelkerne). Ferner zeigte sich, daß die aus zwei Kernen entstandenen Kerne die doppelte Chromosomenzahl bei der darauffolgenden Teilung aufwiesen. Also auch in dieser Beziehung stimmen die vegetativen Kernverschmelzungen mit den sexuellen überein.

In seiner dritten Mitteilung tritt Němec (1903) endlich für eine Chromosomenreduktion in den polyploid gewordenen Kernen ein, da man nach 78 Stunden in chloralisierten Wurzelspitzen keine Teilungsfiguren mit doppelter Chromosomenzahl mehr antrifft.

Ausführliche Angaben sowie Abbildungen brachte die endgültige Publikation von Němec (1904). Seine Resultate faßt er folgendermaßen zusammen:

1. 0,75 % Chloral bewirkt nach einer einstündigen Einwirkung auf die Wurzelspitzen eine Degeneration der Spindelfasern und bewirkt somit die Einstellung der Kernteilungen. Auch die Zellteilungen werden eingestellt, nicht jedoch die Rekonstruktion der Tochterkerne, so daß zweikernige Zellen entstehen, welche zuweilen eine unvollendet gebliebene Scheidewandanlage besitzen. Die metakinetischen Stadien können durch Chromatinschleifen verbunden bleiben, woraus dann nach vollzogener Rekonstruktion sanduhr- oder hantelförmige Kerne entstehen können. Aus Äquatorialplatten entstehen unregelmäßige Gruppen von Chromatinschleifen. Die ruhenden Kerne können amöbenförmig werden.

2. Werden die Wurzeln nach der Chloralisierung ausgewaschen und in normale Verhältnisse gebracht, so schreiten die Folgen der Chloralisierung eine Zeitlang weiter, sodann treten jedoch wieder Teilungsvorgänge auf. Diese können nochmals vorübergehend eingestellt werden, worauf dann definitiv die normalen Teilungsvorgänge zurückkehren. Bei *Vicia* werden in einigen Fällen die destruierten Spindeln neu gebildet, bei *Pisum* und *Allium* nicht. Aus den unregelmäßig in der Zelle verteilten Chromosomen

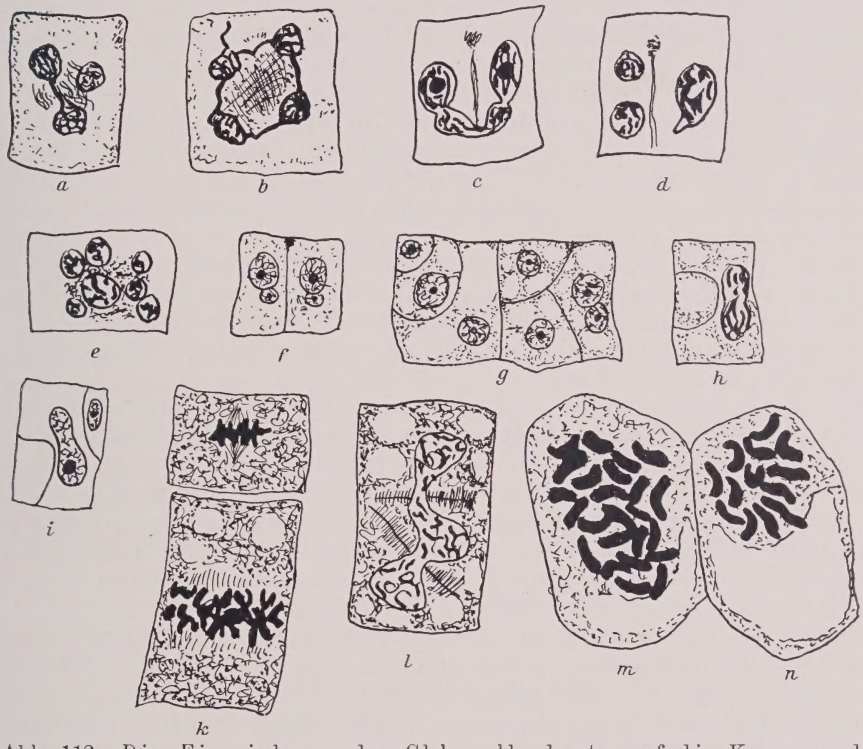


Abb. 112. Die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. a—i *Vicia faba*; k—n *Pisum sativum*.

a—e Zellen aus Wurzelspitzen, welche eine Stunde mit 0,75 % Chloralhydrat behandelt und hierauf fixiert wurden. f, g Zellen aus Wurzelspitzen, welche nach dem Chloralisieren und Auswaschen 17 Stunden in Sägespänen verblieben waren. h Zelle, die nach dem Chloralisieren 5, i die 8½ Stunden in Sägespänen verblieben war. k—l Zellen, die nach dem Chloralisieren und Auswaschen 20 Stunden in Sägespänen verblieben waren. m, n wie k und l. n normale Äquatorialplatte, m doppelwertige Äquatorialplatte. (Nach Němec.)

der ursprünglichen Äquatorialplatten entstehen entweder mehrere Kerne, zwischen welchen auch unregelmäßig verlaufende Scheidewände gebildet werden können, oder ein Kern von unregelmäßiger Form.

3. In den zweikernigen Zellen legen sich die Kerne dicht aneinander und können verschmelzen. Bei den mitotischen Teilungen bilden derartig entstandene Kerne eine doppelte Chromosomenzahl. Wenn die Kerne nicht verschmelzen, so können in einer Zelle zwei kinetische Teilungen simultan vor sich gehen. Es werden dann entweder drei Zellen gebildet, von denen die

mittlere zweikernig ist, oder es verschmelzen in derselben die Enkelkerne zu einem großen Kern.

4. Es können auch kernlose Zellen entstehen, wobei der Phragmoplast ganz selbständig entstehen oder selbständig fungieren kann.

5. Die Teilungen mit doppelter Chromosomenzahl verschwinden allmählich aus der Wurzelspitze; wahrscheinlich kommt dabei auch eine Reduktion der Chromosomenzahl vor.

6. Für das Vorkommen von amitotischen Kernteilungen konnte in den chloralisierten Wurzeln kein sicheres Zeugnis gefunden werden. Es kommen zwar sehr häufig Figuren vor, die ein solches vortäuschen können, sie lassen sich jedoch aus eingestellten oder modifizierten mitotischen Teilungen ableiten (vgl. auch Abb. 63 und 64).

Stockberger (1910) studierte die Wirkung von Kupfersulfat, Phenol und Strychninsulfat in sehr verdünnten Lösungen auf das Wachstum der Wurzelzellen von *Vicia faba*. Auch er fand, daß die Schädigungen sich stets zuerst in den kinoplasmatischen Fäden bemerkbar machten und demzufolge eine Zellwandbildung verhindert wurde. Die gleichen Schädigungen wurden auch gefunden bei Kontrollkulturen in destilliertem Wasser, woraus sich ergibt, daß auch dies als Gift für die normalen Zellen anzusehen ist. Irgendeine Spezifizität der Giftwirkungen, derart, daß bestimmte Zellveränderungen durch bestimmte Gifte zu erreichen waren, konnte Stockberger nicht feststellen.

Kupfersulfat, Phenol und Strychnin riefen in den Versuchen von Stockberger weder Amitosen hervor, noch traten zweikernige Zellen auf. Es fand infolgedessen auch keine Kernverschmelzung statt, wie es Němec für *Vicia faba* nach Behandlung mit Kupfersulfat angibt.

Eine Nachprüfung der Ergebnisse von Němec fand durch Strasburger (1907) statt; mit besonderer Sorgfalt wurde untersucht, ob eine autoregulative Reduktion auf dem Wege einer echten Reduktionsteilung, wie sie Němec als wahrscheinlich hinstellte, stattfindet. Strasburger stellt unter anderem fest, daß die diploiden Kerne, die in chloralisierten Erbsenwurzeln miteinander verschmelzen, sich nicht gegenseitig durchdringen, sondern als solche getrennt in dem Synkarion verharren. Dies gibt sich daran zu erkennen, daß man in syndiploiden Kernplatten nur Chromosomenpaare, nicht Doppelpaare zu sehen bekommt, während bekanntlich nach der Befruchtung sich die einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen aufsuchen und als Paare in der Kernplatte erscheinen, allerdings findet hier die Paarung der homologen Chromosomen häufig erst nach mehreren Kernteilungen statt.

Die sich oft während der Abgrenzung der Tochterkernanlagen vollziehenden Trennungen der Kernelemente verraten den mangelhaften inneren Zusammenhang der Doppelkerne und führen häufig zur Entstehung von je zwei oder mehreren Tochterkernen.

Reduktionsteilungen nach Art der heterotypischen kommen nach Strasburger in den chloralisierten Wurzelspitzen nicht vor. Die Mehrzahl der syndiploiden Kerne besteht fort und geht in das Dauergewebe über. Ein Teil wird durch Degeneration ausgeschieden.

Endlich wurde die Frage, ob eine „heterotypische Reduktionsteilung" bei den durch Chloralhydratbehandlung tetraploid gewordenen Kernen eintritt, noch von Kemp (1910) nachgeprüft und zwar an den Wurzelspitzen von *Vicia faba*, *Pisum sativum* und *Galtonia candicans*. Es zeigte sich, daß

in derartigen tetraploiden Zellen entweder eine große Kernspindel mit der doppelten Chromosomenzahl sich ausbildet, oder zwei einzelne Teilungsfiguren entstehen, oder endlich multipolare Teilungen stattfinden. Die tetraploiden Zellen verschwinden allmählich aus der Wurzelspitze und zwar ist dies auf Teilung in einige kleinere Zellen, ferner auf Zerfall und Degeneration oder endlich auf ihren Übertritt in das Dauergewebe zurückzuführen. Einige Figuren bei *Pisum* sehen heterotypischen Reduktionsteilungen ähnlich. Es scheint sich hier aber um eine besondere Form zu handeln, die wahrscheinlich auf eine chemisch-physikalische Wirkung des Chloralhydrats auf das Chromatin zurückzuführen ist, und die in Wirklichkeit nichts mit der Reduktionsteilung zu tun hat.

Bemerkenswert ist ferner die Mitteilung, daß bei *Galtonia* an den tetraploiden Kernen Amitosen auftraten, indem zunächst die Nukleolen sich vermehrten und dann zwei oder mehrere Kerne aus den großen hervorgingen. Bei den Leguminosen waren solch abnorme Teilungen in geringerem Maße zu beobachten, hier könnten auch multipolare Mitosen für die Verkleinerung der Tochterkerne in Frage kommen.

Demgegenüber hält Němec (1910) an einer Reduktion der Chromosomenzahl fest. Er beschreibt zweierlei solche Reduktionsfiguren. Einige zeichnen sich durch das Auftreten von Vierergruppen aus; an die Pole gelangen nicht einfache Chromosomen, sondern Doppelchromosomen. Die zweite Art bezeichnet er als direkte Reduktion, da direkt, ohne Vierergruppen in einer syndiploiden Zelle diploide Teilungen auftreten. Hier erscheint also unvermittelt, statt der syndiploiden die diploide Chromosomenzahl.

Strasburger (1911) bleibt jedoch bei seiner Überzeugung, daß sich in den chloralisierten Wurzelspitzen keine mit der Reduktionsteilung identischen Kernteilungsprozesse abspielen. Schon das auch von Němec zugegebene Fehlen der Synapsis spricht dagegen. Die von Němec geschilderten Reduktionsplatten mit ihren zu „Tetraden" geordneten Chromosomen kommen dadurch zustande, daß ein Chromosom, das seine Längshälften den Polen zuwendet, sich in der Richtung der Äquatorialebene faltet, so daß seine Schenkel senkrecht zur Beobachtungsebene zu stehen kommen, oder aber dadurch, daß zwei längsgespaltene Chromosomen aneinanderliegen. Daß sich die Chromosomen in der Kernplatte in zwei Lagen anordnen, ist durchaus keine Seltenheit in diploiden Kernen, bei Teilungen didiploider Kerne sogar eine recht häufige Erscheinung. Aber eine Ähnlichkeit mit den Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen läßt sich durchaus nicht finden. Immerhin wird zugegeben, daß es Fälle gibt, wo auf irgend eine unregelmäßige Art und Weise, sei es in chloralisierten Gewebeteilen, sei es im Endosperm die Zahl der Chromosomen herabgesetzt wird. Für solche Teilungen wird von Strasburger der Name „Diminutionsteilung" vorgeschlagen. Was Němec als direkte Reduktion bezeichnet, ist nach Strasburger nichts anderes als eine Kernteilung, die an ihren Enden verschmolzene Chromosomen aufweist.

Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen (und deren Produkte bei *Larix dahurica*) liegen Untersuchungen von Wóycicki (1906) vor.

Es zeigte sich, daß die Ätherisierung entweder irgend einen besonderen Zustand des Chromatins hervorruft, so daß es infolgedessen gar nicht gefärbt wird, oder aber auf seine Aufspeicherung im Nukleolus einwirkt:

ferner wirkt der Äther hemmend auf den regulären Verlauf der Karyokinese und ist schließlich der normalen Bildung der Zellplatte hinderlich. Endlich soll eine numerische Reduktion der Chromosomen hervorgerufen werden, indem statt der haploiden Zahl 12 nur 6 Chromosomen sich aussonderten.

Der einzige Versuch mit Chloroform verlief ergebnislos, da das Material nach dieser Behandlung bereits eine starke Plasmolyse nicht nur in den Pollenmutterzellen und deren Produkten, sondern auch ausnahmslos in allen Zellen der Wände der Pollensäcke zeigte.

Ferner liegen interessante Beobachtungen von Němec (1906, 1910) über den Einfluß des Chloroformierens auf die Pollenbildung bei *Larix decidua* vor.

Zunächst ist hervorzuheben, daß auch Němec eine nochmalige Reduktion der haploiden Chromosomenzahl finden konnte; die sechs Chromosomen waren anscheinend durch Verklebung der zwölf haploiden Chromosomen entstanden.

Ferner wurde die Entstehung mehrkerniger Zellen, Kernverschmelzungen und andere Entwicklungsstörungen beobachtet.

So zeigten sich Pollenmutterzellen, die durch Degeneration des Phragmoplasten zweikernig geworden waren und deren Kerne miteinander verschmolzen. Zuweilen finden sich Zellen mit zwei auffallend ungleich großen Kernen, was wahrscheinlich auf eine ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen zurückzuführen ist. Die Kernverschmelzungen geben Gelegenheit zum Entstehen von diploiden oder auch tetraploiden Kernen in ungeteilten oder halbierten Pollenmutterzellen. Es ist allerdings hervorzuheben, daß nicht in allen zweikernigen Zellen eine Kernverschmelzung stattfinden muß. Wenn sich die Kerne früh genug zur Teilung anzuschicken beginnen, unterbleibt die Verschmelzung, so daß auch vierkernige Pollenmutterzellen entstehen können. Es finden sich infolgedessen auch Pollenmutterzellen mit mehr als zwei freien Kernen in verschiedenen Stadien der Verschmelzung. Die Gestalt des Zellkerns einiger Zellen weist darauf hin, daß alle vier Kerne verschmelzen können. Nicht immer sind diese vier Kerne gleich groß. Endlich fanden sich auch Pollenmutterzellen mit mehr als vier Kernen, z. B. sechs; die Kerne unterschieden sich dann ebenfalls bedeutend in ihrer Größe.

Ferner wurden Pollenmutterzellen mit einer meniskenartigen Zelle und mehreren Kernen im übrigen Plasma beobachtet. Ebenso waren Pollenmutterzellen mit einer meniskenartigen Zelle und mehreren Scheidewänden im übrigen Zellraum vorhanden.

Andererseits kamen Pollenmutterzellen vor, die nur in zwei große Zellen geteilt waren.

Auch an den ungeteilten Pollenmutterzellen wird eine Pollenmembran ausgebildet, aber dies geschieht später als an Zellen, die einer Tetrade angehören.

Ferner bilden sich aus einer Pollenmutterzelle oft fünf bis sechs Tetradenzellen. Auch die Pollenkörner werden durch Scheidewände unregelmäßig weiter geteilt. Sowohl in normalen Pollenkörnern, wie auch in solchen, die durch eine Zweiteilung der Pollenmutterzelle entstanden sind, können recht verschiedene abnorme Stellungen der Teilungsfigur beobachtet werden.

Nicht selten ist es der Fall, daß die Teilungsfigur im Zentrum der ganzen Zelle liegt, so daß diese dann in zwei gleich große Zellen geteilt wird.

In diesen Schwesterzellen können dann weitere Kern- und Zellteilungen vor sich gehen, bis das Pollenkorn ein parenchymatisches Gewebe mit recht kleinen Kernen enthält.

Man kann dann von einem Vegetativwerden des Pollenkorns sprechen, denn unter normalen Verhältnissen führt schon die vierte Teilung zur Bildung der Antheridialzelle, was hier nicht der Fall ist. — Jedenfalls ist durch die Halbierung der Pollenzelle ihre Differenziation auf einen Irrweg geraten, von dem sie zu normalen Verhältnissen nicht mehr zurückkehren kann.

Häufig besteht die Pollentetrade nur aus einer großen und zwei kleinen Zellen oder nur aus zwei Zellen. Wie schon erwähnt, können aus nicht-

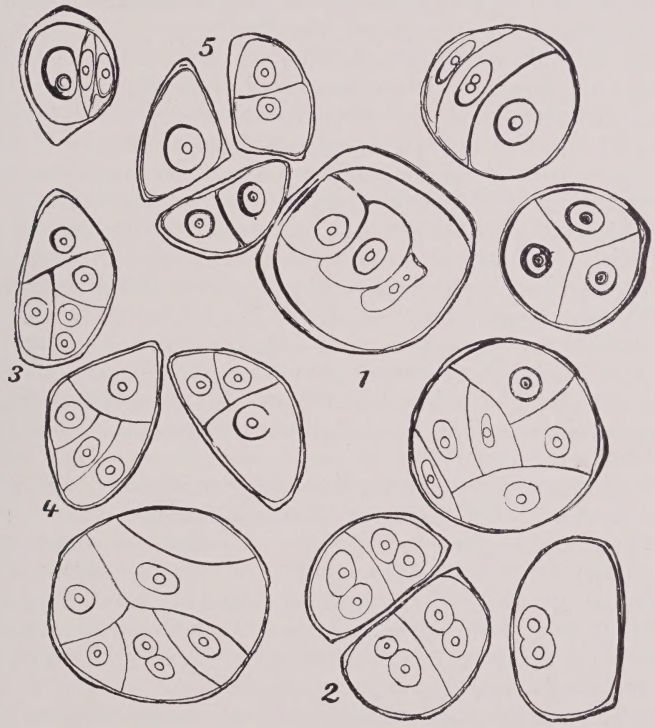


Abb. 113. *Larix decidua.* Verschiedene Pollenkörner aus einer sechsmal chloroformierten und nach 24 Stunden fixierten Blüte. (Nach Němec.)

geteilten Pollenmutterzellen direkt große Pollenkörner entstehen, da durch die Chloroformierung die allotypischen Teilungen verhindert wurden; in diesen Pollenkörnern können durch wiederholte Zellteilungen bis zu zehn Zellen entstehen.

In manchen Kernteilungsstadien wurde die doppelte Chromosomenzahl, also 24 gefunden, was wahrscheinlich auf einer Trennung der in der Prophase der Reduktionsteilung längsgespaltenen Chromosomen zurückzuführen ist; manchmal wurden in den Äquatorialplatten, statt dieser 24 längsgespaltenen Chromosomen, 48 einfache gefunden; eine angebahnte allotypische Teilung wird dann in eine einfache verwandelt.

Ferner wurden Pollenmutterzellen gesehen, deren Chromosomen in der ganzen Zelle verteilt waren, häufig lagen sie einzeln, worauf sich auch band-

förmige oder netzartige Kerne rekonstruierten. Im Zytoplasma verliefen zwischen den Chromosomen achromatische Fasern, welche besonders an der Peripherie stark entwickelt waren. Die Chromosomenzahl betrug in einigen solchen Zellen 24, im anderen etwa 48, die einzelnen Chromosomen erschienen auch längsgespalten. In diesen unregelmäßigen Figuren war es besonders leicht festzustellen, daß die Kerne durch Vakuolisation der Chromosomen entstehen und daß jedes einzelne Chromosom einem Kern Ursprung geben kann. Wir haben es also hier mit Karyomerenbildung zu tun. Endlich ist noch die Bildung ringförmiger Zellplatten, die als unvollendete Scheidewandanlage zu deuten sind, hervorzuheben.

Ebenso wie W ó y c i c k i fand N ě m e c schließlich noch eine Konzentrierung des ganzen Chromatins auf den Nukleolus.

Aus den angeführten Untersuchungen geht hervor, daß diese Abnormitäten nicht etwa von der Chromosomenzahl abhängig sind. Sie kommen sowohl in Pollenkörnern mit reduzierter Chromosomenzahl vor, als auch in solchen, die eine diploide Chromosomenzahl aufweisen. Wohl hängen sie mit einer Verschiebung der Teilungsfigur zusammen und diese weist auf eine Unterdrückung der Pollennatur hin, so daß die Figur ähnlich wie in den meisten vegetativen meristematischen Zellen ins Zentrum der Zelle gestellt wird. Auch ist es sicher, daß die besprochenen Abweichungen von der typischen Entwicklung der Pollenkörner nicht als für die Chloroformwirkung spezifische Erscheinungen aufzufassen sind. Es können auch durch andere Faktoren ähnliche Störungen erzielt werden. So z. B. kommen nach T i s c h l e r s (1908) Untersuchungen über die Pollenentwicklung bei Bastardpflanzen hier ebenfalls unregelmäßige Chromosomenverteilung, Ausbleiben der Scheidewandbildung in der Pollenmutterzelle, Entwicklung von Riesenpollenkörnern usw. vor.

Die Einwirkung des Chloralhydrats auf den Kernteilungsprozeß läßt sich nach M a i n x (1925) an den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* in vivo verfolgen. In gleicher Weise wie Chloralhydrat wirken sämtliche Alkaloide, Chloroform und Ammoniak. Andererseits wirken Äther und Isobutylalkohol gerade entgegengesetzt, nämlich kernteilungsfördernd, diese Wirkung setzt erst bei höheren Konzentrationen ein, und steigert sich bis zur letalen Grenze. Möglicherweise ist diese Wirkung auf Herabsetzung der Oberflächenspannung zurückzuführen.

Zum Schlusse sei hier noch auf die Veröffentlichung von M a c D o u g a l (1911) eingegangen, in der die Versuche beschrieben werden, durch Injektion von verschiedenen Salzlösungen in den Fruchtknoten Mutationen an Pflanzen hervorzurufen. Der Autor arbeitete mit 10%iger Zuckerlösung, mit Zinksulfatlösung 1 : 10 000 und Kalziumnitrat 1 : 1000. Diese Lösungen wurden mit einer Injektionsspritze in die Fruchtknoten der Pflanzen eingespritzt und zwar einen Tag vor der Betäubung und innerhalb 24 Stunden nach der Befruchtung (soll wohl heißen Bestäubung!). Der Autor will Veränderungen in der Blattform bei *Oenothera biennis* erzielt haben, die erblichen Charakter besitzen sollen. Zytologische Untersuchungen wurden nicht angestellt. Die angestellten Versuche dürften aber in entsprechender Änderung zytologisch nicht aussichtslos sein.

Ganz ähnliche Versuche wurden gleichzeitig von F i r t h (1911) jedoch mit etwas stärkeren Lösungen vorgenommen und zwar an *Oenothera Lamarckiana*, *Oenothera tetraptera*, *Oenothera odorata*, *Epilobium parviflorum*, *Epilobium cylindricum* und *Epilobium hirsutum*. Positive Ergeb-

nisse sollen bei *Epilobium roseum* nach Injektion von 1% igen Lösungen von Natriumchlorid, Kaliumnitrat, Ammoniumkarbonat, Natriumsulfat und Eisensulfat aufgetreten sein. Ferner werden gewisse Ergebnisse geschildert bei *Oenothera odorata* und *Epilobium hirsutum*. Zytologische Untersuchungen liegen nicht vor.

b) Die indirekte Beeinflussung des Protoplasten durch Chemikalien.

Unter mittelbarer Beeinflussung des Protoplasten möchte ich jene Fälle einreihen, in denen es nicht zu einer direkten Einwirkung der Chemikalien auf bestimmte Bestandteile des Protoplasten kommt, sondern wo durch die chemischen Substanzen normale Funktionen des Protoplasten gehindert oder gefördert werden.

Bemerkenswert in dieser Beziehung sind besonders jene Versuche, die die Einwirkung der Sauerstoffentziehung und einer erhöhten Sauerstoffzufuhr zeigen. Die auftretenden Erscheinungen dürften auf Herabsetzung bzw. Förderung der Atmung zurückzuführen sein.

Über den Einfluß der gänzlichen Sauerstoffentziehung auf das Verhalten des Kerns wurden zuerst von Demoor (1893) namentlich an den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica* Versuche angestellt. Bei denselben wurde die Sauerstoffentziehung mit dem gleichen Erfolg, teils durch Übertragen in Wasserstoff, teils durch Luftverdünnung ausgeführt; auch Übertragung in Kohlensäure wirkte anfangs in der gleichen Weise, später trat aber bei dieser die giftige Wirkung hervor. Es zeigte sich, daß durch eine Sauerstoffentziehung, die die Plasmaströmung vollständig zum Stillstand bringt, bei den in Teilung begriffenen Kernen die Kernteilung nicht sistiert wird, daß sogar ruhende Kerne in der sauerstofffreien oder wenigstens äußerst sauerstoffarmen Luft die Teilung beginnen können. In beiden Fällen wird der normale Teilungsprozeß durchlaufen, bis die beiden Tochterkerne vollkommen das Aussehen ruhender Kerne zeigen. Es unterbleibt aber bei der Sauerstoffentziehung die Bildung einer Scheidewand zwischen den beiden Tochterkernen, die durch achromatische Fäden miteinander verbunden bleiben. Wird dann aber wieder sauerstoffhaltige Luft zugeführt, so nähern sich die beiden Tochterkerne einander fast bis zur Berührung, indem sich gleichzeitig die achromatische Figur in der Äquatorialebene, in der eine feine Granulierung auftritt, bedeutend ausdehnt. Sodann weichen die beiden Kerne wieder auseinander und es findet in der Äquatorialebene die Bildung der Zellmembran statt.

Die Versuche von Demoor wurden von Lopriore (1895) und Samassa (1898) wiederholt. Die Angaben Demoors, daß Zuführung von reinem Sauerstoff die Protoplasmaströmung beschleunige, werden von beiden Autoren als unrichtig nachgewiesen. Lopriore bestritt auch die Feststellung, daß Sauerstoffentziehung durch Wasserstoffatmosphäre Plasmastillstand hervorrufe, doch konnte Samasse die Angaben Demoors bestätigen. Die Mitteilung Demoors, daß Stickoxydul die Bewegung des Plasmas beschleunige wird hingegen wieder von Samassa bestritten.

Die Wirkung der Kohlensäure, die Demoor auf Sauerstoffentziehung zurückführt, betrachtet Samassa als reine Säurewirkung entsprechend einer Lösung von 0,2 % H_2CO_3.

Mainx (1923) untersuchte die Einwirkung verschiedener chemischer Substanzen auf den Kernteilungsvorgang bei Wurzelspitzen von *Zea*,

Pisum und *Vicia*. Methylalkohol, Äthylalkohol, Azeton, Formaldehyd, Phenol und Kohlensäure zeigten keine spezifische Wirkung auf den Kernteilungsvorgang.

Die Experimente über das Verhalten der Kern- und Zellteilung in sauerstofffreier Atmosphäre, die von Demoor (1893) im Wasserstoffstrom vorgenommen waren, wurden von O. Nabokich (1904) an *Tradescantia* wiederholt. Doch wurde einerseits unzweifelhaft die Zellwandbildung im Wasserstoffstrom festgestellt, andererseits konnte auch in Luft oftmals ein Unterbleiben der Zellwandbildung beobachtet werden, während die Zellkerne sich normal abrundeten.

Ferner wurden Versuche an drei- bis siebentägigen Keimlingen von *Helianthus annuus*, *Pisum sativum* und *Phaseolus vulgaris* ausgeführt; es zeigte sich, daß tatsächlich bei einigen höheren Pflanzen eine normale anaërobe Kernteilung vorkommt.

In ganz jungen Blättchen und Vegetationspunkten von Keimlingen von *Helianthus annuus* finden sich alle karyokinetischen Stadien noch nach 43 Stunden langen anaëroben Leben, während nach 50 Stunden keine Teilungsfiguren mehr beobachtet werden konnten. Ähnlich verhielten sich *Pisum sativum* und *Phaseolus*. Viel empfindlicher sind Erbsenwurzeln, die ungefähr nach 20 Stunden keine Teilung mehr beobachten lassen, ganz besonders aber Wurzelspitzen von *Phaseolus*, die schon nach 5 Stunden kaum noch eine Teilungsfigur zeigen. Auch die Zellwandbildung vollzieht sich bei anaërobem Wachstum normal.

Bei *Phaseolus*-Wurzeln jedoch, wo eine Kernteilung nach 5 Stunden anaërober Kultur kaum zu beobachten ist, treten dann überall Zellen mit zwei Kernen auf, die aufs deutlichste zeigen, daß während der Mitose eine Schädigung des Phragmoplasten stattgefunden hat. So treten hier auch die amitoseähnlichen Figuren auf, die Rückbildungserscheinungen derjenigen Kerne darstellen, bei welchen die Mitose noch nicht so weit vorgeschritten war.

Über die Wirkung stärkerer Sauerstoffzufuhr liegen gleichfalls Versuche an den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* von Demoor (1893) vor. Hiernach tritt in einem Strom von reinem Sauerstoff eine Beschleunigung der Kernteilung ein. Bemerkenswert ist ferner, daß bei dieser Teilung nach dem Auseinanderweichen der Chromosomen die achromatische Figur in der Äquatorialebene stark eingeschnürt wird. Später treten in dieser Ebene die zu einer Membran verschmelzenden Mikrosomen auf, und es findet dann unter gleichzeitigem Zusammenrücken der beiden Tochterkerne und unter Ausdehnung der achromatischen Figur ein entsprechendes Wachstum der Scheidewand statt.

Auf verschiedene Weise gelingt es ferner, auf die Form der Chromosomen einzuwirken. So fand Němec (1910), daß Benzindämpfe, die mindestens 1 Stunde lang bei gewöhnlicher Temperatur einwirkten, den Chromosomen eine andere Form geben konnten. Sehr gut eigneten sich für diese Versuche die Keimpflanzen von *Allium montanum*, ebenso die Wurzeln von *Galtonia candicans* und *Vicia faba*. Die sonst längeren, schleifenförmigen Chromosomen wurden bei dieser Behandlung kurz und dick. An den Polen spreizten sie im Diasterstadium auch stärker auseinander als gewöhnlich.

Lundegardh (1914) konnte ähnliche Veränderung der Chromosomenform durch Eingipsen der Wurzeln erreichen; es bekamen dann selbst Spireme schon metaphaseähnliche Chromosomen; ebenso wurde durch

abnorme Temperatur oder Chloralisierung eine Beeinflussung erzielt. Es dürfte sich hier um Hemmungsbildungen handeln.

Auch die Temperatur beeinflußt die Gestalt der Chromosomen, worüber zuerst Schrammen (1902) bei *Vicia faba* berichtet hat. Er fand in den

Abb. 114. *Allium montanum.* a normale Teilungsfigur, b nach einstündiger Wirkung von Benzindämpfen. (Nach Němec.)

Kältekulturen die Chromosomen ungewöhnlich klein, in der Wärme entsprechend vergrößert. Nach Hartmann (1919) waren andererseits bei *Pisum* die Chromosomen im „Diaster" bei 26° C wesentlich dünner als bei 8,5°; bei höheren Temperaturen schienen sie aber wieder etwas zuzunehmen. Wahrscheinlich handelt es sich bei Schrammen um größere

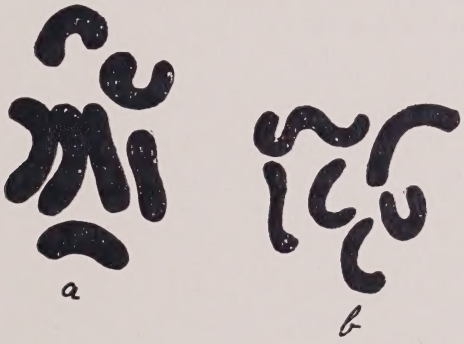


Abb. 115. *Pisum sativum.* a Chromosomen aus dem Dermatogen der Wurzel bei 8,5° C. b desgl. bei 26° C. Vergr. 940. (Nach O. Hartmann.)

Quellung des Chromatins bei Temperaturgraden, die sich weit über den optimalen befinden. Bei Schrammen würde dann nach Ansicht von Tischler (1922) der Unterschied in den Angaben nur darin liegen, daß Schrammen die Mitteltemperaturen zu wenig berücksichtigt hat.

Die biologische Analyse und Synthese des Kerns.

Individualität und Kontinuität der Chromosomen.

Während wir bisher auf Grund mikroskopischer Untersuchungen die Zusammensetzung des Kerns aus Chromosomen kennen gelernt haben, wobei sich als wichtigste Tatsache die Konstanz der Chromosomenzahl ergab, werden wir jetzt dazu übergehen, die Chromosomen selbst zu analysieren und durch Synthese Kerne mit neuen Eigenschaften zu erzielen.

Für die biologische Analyse und Synthese des Kerns haben wir ein Hilfsmittel in den Vererbungsregeln, daher haben gerade die Bastardierungen und ihre Aufspaltungen uns die besten Aufschlüsse gegeben.

Es liegt nicht im Rahmen dieses Buches, die ungeheure Literatur über den Mendelismus oder die Mutationen zu besprechen, auch kann die zytologische Literatur, welche sich auf den Mechanismus der Vererbungserscheinungen bezieht, nur in allgemeinen Umrissen angeführt werden. Ich werde mich daher hier mit den hauptsächlichsten Theorien begnügen und dann darauf zu sprechen kommen, wie weit die biologische Analyse des Kerns mit unseren zytologischen Beobachtungen sich vereinigen läßt.

Wir haben bereits die Konstanz der Chromosomenzahl erwähnt und müssen uns nun mit der Individualität und Kontinuität der Chromosomen befassen. Unter Individualität der Chromosomen verstehen wir, daß es sich hier um eigene Organe handelt, die sich nur durch Teilung vermehren, d. h. ein Chromosom kann immer nur wieder aus einem Chromosom entstehen. Als Kontinuität bezeichnen wir die Eigenschaft der Chromosomen, auch während der Ruhestadien des Kerns als gesonderte individualisierte Organe fortzubestehen.

Als Stütze für diese Anschauungen führt Stomps (1923) z. B. folgendes an:

1. Das Auftreten von Prochromosomen in bestimmten Fällen, z. B. in den Verdauungszellen der *Drosera*-Tentakel. Diese Prochromosomen erschienen meistens in bestimmter Anzahl, die der Chromosomenzahl entspricht. Es bleibt hier also auch im „Ruhekern" eine Abgrenzung der Chromosomenbezirke erhalten.

2. Auch die Karyomerenbildung, d. h. die Tatsache, daß sich aus jedem Einzelchromosom ein Kern bilden kann, kann als Argument für die Individualität der Chromosomen angesehen werden. Danach würde also ein normaler Kern gewissermaßen aus der Summe der möglichen Karyomeren (Kleinkerne) bestehen.

3. Die Lage der Chromosomen in der Prophase, die anscheinend der gegenseitigen Lage der Chromosomen in der Telophase entspricht.

4. Das regelmäßige Vorkommen von Chromosomen verschiedener Größe bei derselben Pflanze. Diese Tatsache ist wohl als der beste Beweis für die Individualität der Chromosomen anzusehen.

5. Die Paarung der homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Kernplatte.

6. Die biologische Synthese des Kerns, d. h. die Herstellung eines Kopulationsproduktes aus Kernen mit bekannter Chromosomenzahl. So können wir z. B. durch Behandeln somatischer Zellen mit Chloralhydrat zweikernige Zellen entstehen lassen, deren Kerne verschmelzen. Das Kopulationsprodukt hat stets die Summe der Chromosomenzahl der Summanden. Normalerweise wird eine solche biologische Synthese zweier Kerne bei der Befruchtung vorgenommen, hier geben zwei Haploidkerne als Kopulationsprodukt einen Diploidkern. Noch viel schöner sehen wir die vorher erwartete Zahl eintreten, wenn wir zwei Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen kreuzen; es sei hier nur genannt *Drosera longifolia* ($^{40}/_{2}$) × *Drosera rotundifolia* ($^{20}/_{2}$) geben den Bastard *Drosera obovata* mit 30 Chromosomen. Derartige Experimente liegen heute in großer Anzahl vor und haben stets das gleiche vorher erwartete Ergebnis gezeigt.

Die Individualität und Kontinuität der Chromosomen ist durch derartige Untersuchungen so schlagend festgestellt worden, daß wir diese Hypothese heute schlechtweg als Tatsache buchen können.

Gehen wir aus von der biologischen Synthese des Kerns, so findet eine solche in allen Fällen von Kernverschmelzungen statt. Einesteils können rein vegetative Kerne derselben Pflanze miteinander fusionieren, wie wir dies experimentell durch Chloralisieren hervorrufen können, andererseits verschmelzen beim Befruchtungsakt zwei haploide Kerne verschiedener Pflanzenindividuen, ja bei der Endospermbildung verschmelzen zwei haploide Kerne einer Pflanze mit dem haploiden Kern einer anderen.

Wir müssen uns bei dieser Gelegenheit das Verhalten der Chromosomen in dem Fusionsprodukt ins Gedächtnis zurückrufen. Zuerst bewahren die beiden oder die drei Kerne eine gewisse Selbständigkeit, indem sich die Chromosomen der Fusionskerne noch für sich halten und auch die regelmäßige Zahl der Nukleolen auf die Anzahl der Fusionskerne schließen läßt. Später aber bewirkt die Affinität der homologen Chromosomen, daß sich die homologen Partner der Fusionskerne zu Gruppen vereinigen. Erst jetzt kann man von einer vollständigen „Karyogamie" sprechen. Besonders bemerkenswert ist, daß sich diese Affinität auch dann durchsetzt, wenn z. B. beim Endosperm und bei dem triploiden Bastard von *Datura stramonium* drei haploide Kerne zusammentreten. Auf die Bedeutung dieser Tatsache für die Kreuzung zwischen Arten mit verschiedener Chromosomenzahl muß doch eingegangen werden.

Der Fusionskern des Endosperms spielt dadurch eine besondere Rolle, daß bei Bastardierungen an dem Bastardendosperm manche Vererbungstatsachen in schnellster Weise erkannt werden können, insbesondere ist dies bei den Xenien-Bildungen der Fall. Als Xenien bezeichnet man bekanntlich mit W. O. Focke „Abänderungen der normalen Gestalt oder Farbe, die an irgendwelchen Teilen durch die Einwirkung fremden Blütenstaubes hervorgebracht werden". Man spricht in solchen Fällen auch von der „direkten Wirkung" des fremden Pollens. Ganz besonders haben nun die Untersuchungen von Correns (1899) über die Xenien bei *Zea Mays* gezeigt, daß sich die Vererbungsversuche beim Maisendosperm nach bestimmten Regeln abspielen, aber es besteht in dem erzeugten Bastardendosperm in der Weise ein Unterschied, als es durchaus nicht gleichgültig ist, ob die erblichen dominierenden Eigenschaften von den Polkernen oder von dem Spermakern geliefert werden. Im ersteren Falle sind nämlich die Vererbungsträger in doppelter Anzahl enthalten als im zweiten, daher wird das Endosperm einer Rasse (A) nach der Bestäubung mit dem Pollen einer zweiten Rasse (B) zwar verändert, aber der Einfluß geht nie soweit, daß es dem Endosperm der zweiten Rasse (B) in dem Punkte völlig gleich würde, während das Endosperm der Rasse B nach der Bestäubung mit dem Pollen der Rasse A in dem Punkte keine Spur eines Einflusses von A zeigt. Die dominierenden Eigenschaften des Vaters können sich also bei der Xenienbildung niemals so rein durchsetzen als die dominierenden Eigenschaften der Mutter.

Vielleicht etwas Ähnliches finden wir bei den tetraploiden *Datura*-Rassen. Blakeslee, Belling, John und Farnham (1923) kreuzten tetraploide Rassen, die sich in der Blütenfarbe (P = purpurn, p = weiß) und Beschaffenheit der Kapseln (A = stachelig, a = glatt) unterschieden. P dominiert über p. Alle tetraploiden Pflanzen, die mindestens einmal den

Faktor P enthalten, sind purpurn, also P_4, P_3p, P_2p_2, Pp_3. Nur p_4 ist weiß. Pflanzen der Konstitution P_4 oder P_3p geben immer purpurne Nachkommen, gleichgültig ob sie mit P_4, P_3p, P_2p_2, Pp_3 oder p_4 gekreuzt werden. $P_2p_2 \times P_2p_2$ läßt erwarten, daß in der Nachkommenschaft purpurn: weiß im Verhältnis 35 : 1 auftreten; bei $P_2p_2 \times Pp_3$ ist das theoretische Verhältnis 11 : 1; bei $P_2p_2 \times p_4$ 5 : 1; bei $Pp_3 \times Pp_3$ 3 : 1; bei $Pp_3 \times p_4$ 1 : 1. Diese theoretischen Verhältnisse wurden auch in der Tat gefunden. Die Kombinationen der Anlagen A und a zeigten nicht immer das erwartete Ergebnis, was vielleicht auf unregelmäßige Chromosomenverteilung zurückzuführen ist.

Von besonderer Wichtigkeit ist ferner die Tatsache, daß wir an dem Verhalten der Plastiden in den Pollenkörnern eines Bastardes oft die Identität des betreffenden Kerns mit den Kernen eines der beiden Eltern feststellen können. So zeigt z. B. der Bastard *Oenothera* (*Lamarckiana* × *muricata*) *gracilis* zwei Arten von Pollenkörnern, die eine mit spindeliger, die andere mit runder Stärke (R e n n e r 1919). Diese zweierlei Pollen entsprechen den Pollen der beiden Eltern. Hieraus ergibt sich, daß der Kern von zwei Pollenkörnern der Mutter entstammt, während der Kern der beiden anderen Pollenkörner derselben Tetrade vom Vater stammt. Außerdem ergibt sich hieraus, daß die Plastiden in ihrer Funktion und Ausbildung vom Kern beherrscht werden und ihre Eigenschaften durch den Kern vererbt werden. In gleicher Weise kann man die Aufspaltung des Bastardkerns beim Pollen eines Bastards zwischen einem Dextrin- und einem Stärkemais (D e m e r e c 1924), oder einem Dextrin- und einem Stärkereis (P a r n e l l 1921) am Inhalt der Pollenkörner, d. h. an ihren Plastiden bzw. deren erblicher Funktion feststellen.

Veränderung der Chromosomenzahl.

Wir kommen im Anschluß hieran zu den Bastardierungen, bei denen der eine Kern die doppelte Anzahl von Chromosomen führt, wie der andere. Da nun in der Synapsis die Affinität der homologen Chromosomen in augenscheinlichster Weise hervortritt, könnte man annehmen, daß sich hier jedesmal drei Chromosomen statt zweier vereinigen würden, allerdings wäre dann die Schwierigkeit der Verteilung dieser drei Chromosomen bei der Reduktionsteilung vorhanden. In Wirklichkeit finden wir aber, daß mit Ausnahme von *Datura stramonium* nur eine gleiche Anzahl väterlicher und mütterlicher Chromosomen zusammentreten, während die überschüssigen Chromosomen an der Paarung nicht teilnehmen. Die Paarung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen tritt allerdings nur ein, wenn eine genügende Affinität vorhanden ist, in anderen Fällen kann sie überhaupt fehlen, wie z. B. von K i h a r a (1924) für die Gattungshybride *Triticum vulgare* (mit 21 Chromosomen) × *Secale cereale* (mit 7 Chromosomen) nachgewiesen wurde. Die nicht gepaarten univalenten Chromosomen verteilen sich unregelmäßig auf die Tochterkerne, sie können sich auch durch Längsspaltung teilen. Ein gänzliches Ausbleiben jeder Bindung während der Diakinese wurde vor allem auch von H a a s e - B e s s e l l (1916, 1921) bei *Digitalis* beschrieben. Bei dem Bastard *Digitalis lutea* × *purpurea* liegen z. B. sämtliche Chromosomen völlig ungepaart.

Die Beobachtungen von C l a u s e n (1924) bei einem Bastard von *Viola tricolor* L. (= *Viola arvensis* Murr. × *Viola tricolor* Wittr.) über eine

Erhöhung der Chromosomenzahl von 30 auf 46 lassen sich dadurch erklären, daß nur 6 Chromosomen in der Synapsis konjugieren, während von den restlichen 18 Chromosomen 17 in der Metaphase der Reduktionsteilung eine Längsteilung erfahren und 1 ungeteilt an einen Pol wandert.

Nach meiner Meinung erscheint die Zahl 6 und 18 einigermaßen auffällig, sollte vielleicht 6 die Grundzahl der Chromosomen von *Viola* sein? Ferner könnten die 6 konjugierenden Chromosomen von beiden Eltern stammen, mir scheint es aber wahrscheinlicher, daß sie 12 von den 13 Chromosomen der *Viola tricolor* Wittr. entsprechen und daß das 13. Chromosom an der Paarung und Spaltung nicht teilnimmt. Die übrigen 17 Chromosomen würden dann von der *Viola arvensis* Murr. stammen. Wir hätten dann hier ein ähnliches Verhalten, wie es nachstehend für *Crepis setosa* × *biennis* und *Digitalis lutea* × *micrantha* angegeben ist.

Über einen interessanten Befund bei *Crepis setosa* (Haploidzahl 4) × *Crepis biennis* (Haploidzahl 20) berichten C o l l i n s und M a n n (1923). Bei der Diakinese dieses Bastards (Diploidzahl 24) bilden sich 10 Gemini, die also von *Crepis biennis* stammen müssen, und einige univalente Chromosomen von *Crepis setosa*. Die Affinität zwischen den *Biennis*-Chromosomen ist also größer als zwischen denen der beiden Arten *Crepis setosa* und *Crepis biennis*. Hieraus kann man schließen, daß wahrscheinlich *Crepis biennis* (Diploidzahl 40) eine oktoploide Form der Grundzahl 5 ist.

Ein gleicher Fall wurde von H a a s e - B e s s e l l (1916, 1921) bei *Digitalis lutea* × *Digitalis micrantha* beschrieben, ohne daß jedoch auf die Bedeutung des Falles eingegangen wäre.

Vielleicht wäre auch der tetraploide Weizen-Roggenbastard von K i h a r a (1924) hier zu nennen. Die somatische Chromosomenzahl war $21 + 7 = 28$; es kamen aber höchstens 3 bivalente Chromosomen zur Beobachtung; möglicherweise stammen diese von den 7 *Secale cereale*-Chromosomen.

Das gleiche könnte noch für mehrere andere Fälle zutreffen, z. B. für den Bastard *Triticum dicoccum* (Haploidzahl 14) × *Triticum monococcum* (Haploidzahl 7). Hier finden sich 4—7 Gemini, die also möglicherweise nur von *Triticum dicoccum* stammen, und die entsprechende Zahl von Univalenten.

L j u n g d a h l (1922) zeigte nun, daß bei *Papaver*-Hybriden, deren Eltern ungleiche Chromosomenzahl besitzen, in der Diakinese 3 Fälle unterschieden werden können. Erstens können ♂ + ♀ Chromosomen konjugieren, die überzähligen bleiben univalent, zweitens können die ♀ + ♀ oder die ♂ + ♂ kopulieren, während die des anderen Geschlechts univalent bleiben und drittens können beide Fälle gleichzeitig realisiert werden. Das letztere treffen wir z. B. bei dem Bastard *Papaver striatocarpum* ($\times = 35$) × *Papaver nudicaule* ($\times = 7$).

Durch die nicht eintretende Paarung zweier homologer Chromosomen (= Non-Disjunction) wird die Zahl der Chromosomen in den Gameten um eins erhöht. Dies wurde im besonderen von B l a k e s l e e, B e l l i n g und F a r n h a m (1920) für *Datura Stramonium* nachgewiesen. Diese Gameten waren voll befruchtungsfähig, so daß Nachkommen mit 25 Chromosomen entstanden, die sich in ihrem Aussehen jedoch voneinander unterschieden. Diese verschiedenen Mutanten ließen sich nun in 12 Gruppen einteilen, so daß daraus der Schluß zu ziehen ist, daß bei jeder dieser Gruppen ein anderes der 12 Chromosomen an der Paarung in der Synapsis nicht teil-

genommen hatte. Diese neuen Rassen waren jedoch sehr verschieden fortpflanzungsfähig, wodurch sich erklärt, daß die Nachkommenschaft bald mehr bald weniger erhaltungsfähig ist. Die 12 Mutanten entsprechen also der Anzahl der überhaupt möglichen Kombinationen von 12 Chromosomenpaaren mit dem überzähligen Chromosom und liefern eine Unterlage zur Analyse der Erbfaktoren eines jeden Chromosomenpaars. Blakeslee (1921) äußert sich zu diesem Punkt vorläufig nur dahin, daß jedes Chromosom Einfluß auf die Farbe zu haben scheine, da die einzelnen Mutanten in ihren Farbwerten voneinander abweichen.

Eine weitere Veränderung der Chromosomenzahl kann dadurch hervorgerufen werden, daß bei der Reduktionsteilung eine ungleichmäßige Verteilung der Chromosomen zu den beiden Polen erfolgt. Besonders wichtig scheint eine solche ungleichmäßige Verteilung für das *Oenothera*-Problem. Von verschiedenen Forschern wird das Auftreten der Mutanten mit 15 und 16 Chromosomen auf diese Weise zu erklären versucht, indem z. B. bei *Oenothera Lamarckiana* nach der einen Seite 8 und nach der anderen 6 Chromosomen wandern. Treffen solche Gameten mit abweichender und mit der normalen Chromosomenzahl zusammen, so werden Mutanten mit 15 Chromosomen entstehen.

Eine Veränderung der Chromosomenzahl kann aber auch dadurch hervorgerufen werden, daß sich einige Chromosomen querteilen. Wir haben uns bereits mit den Trabantenchromosomen beschäftigt und können uns leicht vorstellen, daß der Zusammenhang zwischen dem Trabanten und dem zugehörigen Schwesterchromosom aufgegeben wird. Wenn eine solche „Mutation" eintreten würde, so würden z. B. in einer Anthere alle Pollen eine erhöhte Chromosomenzahl aufweisen, die dann wahrscheinlich einen Rückschluß auf die Anzahl der Trabanten gestatten würde Tatsächlich wurde von Strasburger (1888) bei *Chlorophytum Sternbergianum* (= *comosum*) festgestellt, daß die Haploidzahl 12 ist, aber in einer Anthere besaßen alle Kerne die Zahl von 14 Chromosomen. Ich möchte hieraus schließen, daß *Chlorophytum* zwei Trabantenchromosomen besitzt, die in diesem Falle ihre volle Selbständigkeit erlangt haben. Vielleicht erklärt sich auf gleiche Weise, daß die Diploidzahl von *Bulbine annua* nach Müller (1912) 26 beträgt, während sonst die Liliaceen die Diploidzahl 24 besitzen; es könnte sich hier also um die Isolierung eines Trabantenchromosoms handeln. Möglicherweise ist auch die Verschiedenheit der Haploidzahl bei den *Allium*-Arten auf ähnliche Ursachen zurückzuführen.

Ob auch der von Tournois (1914) beschriebene Fall bei *Humulus lupulus* hierher gehören dürfte, möchte ich nicht entscheiden Hier fanden sich einmal in einem Exemplar statt 10 haploider Chromosomen 15 vor, gleichzeitig war eine Veränderung der Antheren mit außerordentlicher Vermehrung der Lupulindrüsen vor sich gegangen; es war also die Vermehrung der Chromosomen mit einer Veränderung der Außenmerkmale vergesellschaftet.

Ein besonders schönes Beispiel der Entstehung von Trabantenchromosomen bieten endlich nach Delaunay (1915) die *Muscari*-Arten. Hier bleiben die Trabanten jedoch nicht erhalten, sondern gehen zugrunde, daher zeigen alle die Diploidzahl 18. Die einzelnen Arten sind aber durch die Länge der homologen Chromosomen zu unterscheiden. Gleichzeitig mit dem Kürzerwerden der Chromosomen setzt eine Abnahme der Fruchtbarkeit ein. Das ganz sterile *Muscari comosum monstrosum* wies die kürzesten Chromo-

somen auf. Die Chromosomen mit Trabanten stellen Übergänge dar zwischen den längeren und kürzeren Chromosomen.

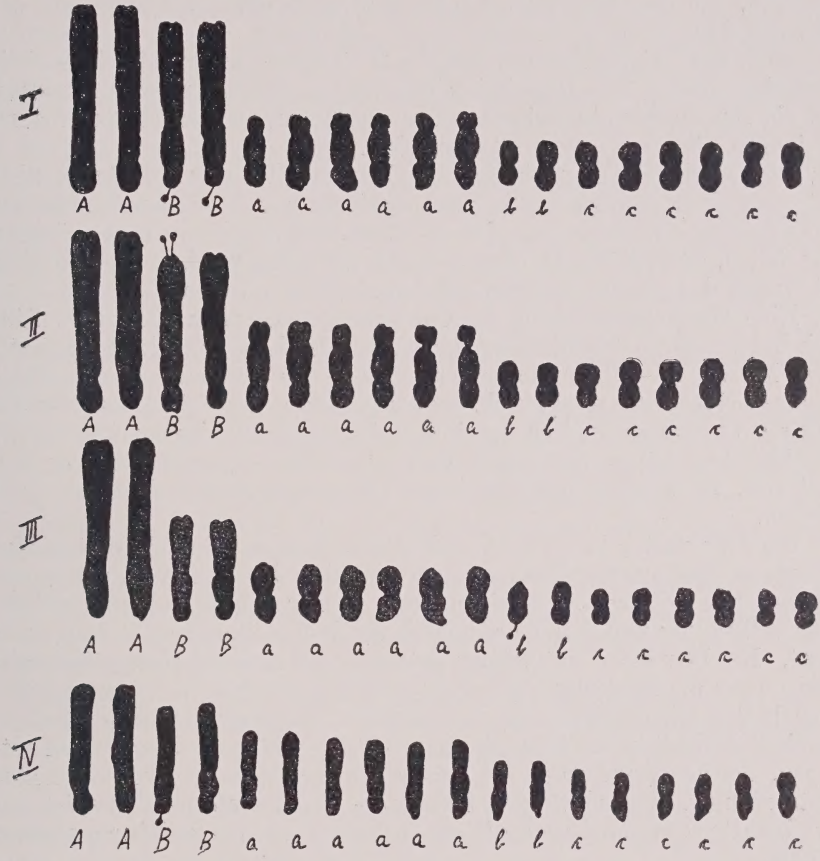


Abb. 116. I *Muscari comosum*, II *M. tenuiflorum*, III *M. monstrosum*, IV *M. polyanthum*, jedesmal den vollständigen Chromosomensatz von 18 Chromosomen zeigend. Man vergleiche speziell die mit Trabanten versehenen Chromosomen. (Nach Delaunay.)

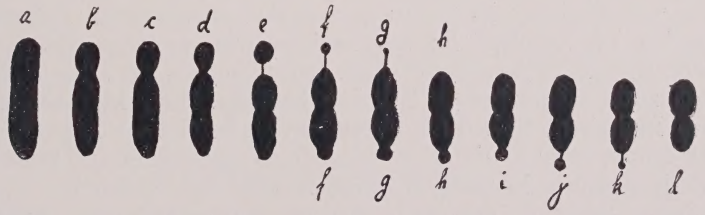


Abb. 117. *Muscari spec.* Schema des phylogenetischen „Abbaues" der einzelnen Chromosomen auf dem Wege der Chromosomen-Einschnürung und der Satelliten-Abschnürung. (Nach Delaunay.)

Ähnliche Chromosomen„diminutionen" wurden von Lutz (1916) für *Oenothera aberrans* und von Gates und Thomas (1914) für andere *Oenothera*-Bastarde beschrieben.

Andererseits können sich verschiedene Rassen in der Weise unterscheiden, daß an Stelle eines großen Chromosoms zwei entsprechend kleinere auftreten, wie dies besonders Kuwada (1915, 1919) bei *Zea mays* beschrieben hat.

Auch die Untersuchungen von de Mol (1921) an verschiedenen holländischen Rassen von *Hyacinthus orientalis* L. führten zu dem Ergebnis, daß die Rassen mit abweichenden Chromosomenzahlen durch Querteilung der langen Chromosomen entstanden sind.

Hier sind endlich noch die Angaben von Ferrand (1923) über *Secale cereale* zu erwähnen. Die Haploidzahl ist hier 7; bei der Teilung der Pollenmutterzellen findet man jedoch öfters, daß sich einige Chromosomen quer teilen, so daß 10—14 Chromosomen gefunden werden, die sich aber auf Grund ihrer Größe deutlich auf 7 zurückführen lassen.

Eine Quersegmentierung der Chromosomen ist nach Hance (1918) auch bei *Oenothera scintillans* anzunehmen. Hier finden sich in den somatischen Mitosen 15—21 Chromosomen, doch ist die Gesamtlänge aller Chromosomen einer Zelle stets gleich. Ferner konnte er feststellen, daß nur die größeren Chromosomen sich durch Querteilung geteilt hatten und an der verschiedenen Länge der neuen und alten Chromosomen führt er den Nachweis, zu welchen ursprünglichen Chromosomen die einzelnen Teile gehören.

Fuchs und Ziegenspeck (1924) fanden bei *Orchis*-Arten eine sukzedane Spaltung der Chromosomen sowohl in den typischen, wie in den allotypischen Teilungen. Bei reinen Arten vollzog sich die sukzedane Trennung vollständig und war beim Beginn der homöotypischen Teilung vollendet. Bei Bastarden unterbleibt entweder der homöotypische Teilungsschritt oder die Spaltung bleibt unvollständig, so daß im letzteren Falle Sexualzellen mit erhöhter oder verminderter Chromosomenzahl entstehen. Durch Unterbleiben der homöotypischen Teilung können Gigasformen entstehen. Solche Gigasformen bei *Orchis* bedingen also eine vorhergehende Bastardierung. Ebenso werden Semigigas- und Infraformen (das ist mit verminderter Chromosomenzahl) auf vorhergehende Bastardierung zurückgeführt.

Anordnung der Gene im Chromosom.

Die Mendelforscher bedienen sich bei der Bezeichnung der Eigenschaften verschiedener Buchstaben, welche hypothetische Faktoren angeben sollen. Die Zytologie hat nun nachgewiesen, daß diese Faktoren eine materielle Grundlage in den einzelnen Chromosomen bzw. den diese Chromosomen zusammensetzenden Teilchen besitzen. Diese kleinsten morphologischen Einheiten, die wir als Chromomeren bezeichnen können, sind in den Chromosomen in bestimmter Reihenfolge angeordnet und zwar so, daß diese Reihenfolge in homologen Chromosomen stets gleich ist.

Nehmen wir z. B. den Fall, daß wir ein rotblühendes *Anthirrinum majus* mit einer Rasse mit elfenbeinfarbigen Blüten kreuzen, so besteht die erste Filialgeneration (F_1) aus Individuen mit blaßrosa Blüten. Diese Blütenfarbe kommt, wie wir vorläufig annehmen wollen, dadurch zustande, daß in einem bestimmten Chromosom, welches diese Eigenschaft vererbt, diese Eigenschaft an ein bestimmtes Chromomer gebunden ist; da nun in der diploiden Pflanze einerseits das Chromosom mit dem Chromomer für

die rote Farbe vom Vater und andererseits das homologe Chromosom der Mutter mit dem Chromomer für die weißgelbe Farbe vorhanden ist, so entsteht die Mischfarbe Blaßrosa aus dem Zusammenwirken der beiden Chromomeren. Bei der Reduktionsteilung erhält nun die eine Hälfte der haploiden Keimzellen das Chromosom mit dem Chromomer für die rote Farbe, die andere Haploidgarnitur die anderen homologen Chromosomen und hierin das Chromomer für die weißgelbe Farbe. Bei Selbstbestäubung der F_1-Generation können durch diese beiden verschiedenen Keimzellen drei Möglichkeiten verwirklicht werden, indem nämlich Keimzellen mit dem Faktor der roten Farbe, oder andererseits der weißgelben Farbe oder drittens zwei Keimzellen mit den verschiedenen Anlagen sich zusammenfinden. Da die Möglichkeit für die dritte Kombination doppelt so groß ist, wie für die beiden ersteren Fälle, finden wir in der F_2-Generation zu einem Viertel rotblühende, zu einem Viertel weißgelbblühende und zu zwei Vierteln blaßrosablühende Individuen, wie es auf Grund der Mendelregeln zu erwarten war.

Wir können also die Vererbungsträger für bestimmte Eigenschaften nicht im mikroskopischen Bilde direkt erkennen, sondern ihre Anwesenheit nur aus dem Verhalten der Chromosomen insbesondere bei der Reduktionsteilung erschließen. Wir müssen jetzt aber dazu übergehen, einen Beweis zu erbringen, daß bestimmte erbliche Eigenschaften mit einem bestimmten Chromosom übertragen werden.

Später werden wir dann noch den Nachweis zu erbringen haben, daß die Erbfaktoren in jedem einzelnen Chromosom eine bestimmte Lage einnehmen, daß also jede vererbbare Eigenschaft in einem Chromosom einer bestimmten morphologischen Einheit entspricht.

Während nun bei diploiden Bastarden und Vorhandensein eines Mendelmerkmales zwei Arten von Geschlechtszellen gebildet werden, haben wir andere Verhältnisse bei tetraploiden Bastarden. Gregory (1914) kreuzte tetraploide Bastarde von *Primula sinensis*, die sich durch grünen (dominierendes Merkmal!) und roten Griffel (rezessives Merkmal!) unterschieden und erhielt in der F_2-Generation 44 grün- und 2 rotgrifflige Pflanzen. Dies Ergebnis läßt sich verstehen, wenn man annimmt, daß die grüngrifflige Pflanze entsprechend ihrer Tetraploidzahl viermal den Faktor für den grünen Griffel enthält, und die rotgrifflige viermal den rezessiven Faktor für den roten Griffel. Es werden dann bei der Reduktionsteilung nicht zwei Typen von Geschlechtszellen, sondern drei gebildet, nämlich GG, Gg und gg und zwar im Verhältnis 1 : 2 : 1. Daraus ergibt sich, daß bei der Kreuzung auf 15 Pflanzen mit mindestens einem G (also grüner Griffel) nur eine mit nur g (gggg) (also roter Griffel) kommt, wie es den Befunden Gregorys entspricht.

a) Geschlechtschromosomen.

Daß bestimmte erbliche Eigenschaften in bestimmten Chromosomen lokalisiert sind, ersehen wir am besten aus der Vererbung des Geschlechtes. Es sind uns allerdings im Pflanzenreich erst wenige Fälle bekannt, in welchen sich die Chromosomensätze der beiden Geschlechter einer Art voneinander unterscheiden. Bei Pflanzen kann dies natürlich nur dann in die Erscheinung treten, wenn die Pflanze selbst männliche und weibliche Stöcke besitzt, also nur bei diözischen Pflanzen. Es sind nun, worauf bereits bei der Be-

sprechung der Chromosomen hingewiesen wurde, einige Fälle bekannt, wo sich die Chromosomengarnitur der ♂ Pflanze von der der ♀ unterscheiden läßt, so z. B. bei *Helodea gigantea* und *Helodea canadensis*, *Melandrium album*, *Humulus lupulus* und *Humulus japonicus*, bei *Rumex acetosa* und *Vallisneria spiralis*. Wir finden, daß das Ei stets den gleichen Chromosomensatz besitzt, während die männlichen Keimzellen zwei verschiedene Chromosomensätze besitzen. Die ♀ Geschlechtszellen sind also homogametisch, die ♂ Geschlechtszellen heterogametisch. Es wird also hier eine Eigenschaft, das Geschlecht, durch ein bestimmtes Chromosom vererbt.

b) Geschlechtsgebundene Vererbung.

Nun gibt es eine Anzahl interessanter Beispiele im Tierreich, daß bestimmte Eigenschaften nur mit dem einen Geschlecht vererbt werden, also Beispiele geschlechtsgebundener Vererbung. Bei den Pflanzen sind bisher nur zwei Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung bekannt geworden.

Der eine Fall betrifft die geschlechtsbegrenzte Vererbung der Schmalblättrigkeit einer männlichen Pflanze von *Melandrium album*. Wie B a u r (1912) feststellte, gab diese schmalblättrige Sämlingsmutante mit normalen *Melandrium*-Weibchen in der F_1-Generation nur normalblättrige Exemplare, welche in der F_2-Generation im Verhältnis 1 : 3 schmalblättrig zu normalblättrig aufspalteten; sämtliche schmalblättrige Pflanzen waren Männchen, die normalblättrigen bestanden aus Männchen und Weibchen.

Ein zweiter Fall, die geschlechtsbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago Sect. Novorbis* wurde von S c h ü r h o f f (1924) beschrieben. Hier ist insofern noch eine Komplikation als diese Arten zwar diözisch sind, indem sie zwei Typen von Blüten bilden, offene und geschlossene. Die offenen Blüten haben einen sehr reduzierten Fruchtknoten, der keine Samen ausbildet, sie sind also als männlich anzusehen, die geschlossenen Blüten besitzen außer dem Gynaezeum ein reduziertes Androzeum, welches befruchtungsfähige Pollen liefert. Alle Nachkommen dieser geschlossenen Blüten, die durch Selbstbestäubung befruchtet werden, liefern nur wieder Pflanzen mit geschlossenen Blüten.

Die kleistogame Pflanze ist daher homozygot, im Gegensatz zu den Stöcken mit offenen Blüten, die als heterozygot, durch gelegentlich stattfindende Kreuzung mit den geschlossenen Blüten hervorgegangen, anzusehen sind. Die kleistogamen *Plantago*-Arten sind also zytologisch als rein weiblich oder als zwittrig anzusehen und vererben mit dem ♀ Geschlecht gleichzeitig die Kleistogamie.

Wir haben hier also gesehen, daß bestimmte Eigenschaften, z. B. Geschlecht u. a. durch ein bestimmtes Chromosom vererbt wurden. Ja wir haben sogar schon feststellen können, daß in dem einen Fall das männliche, in dem anderen das weibliche Geschlechtschromosom außer dem Geschlechtstypus noch andere erbliche Eigenschaften mit sich führte. Wir kommen damit bereits zu dem weiteren Punkt unserer Disposition, daß nämlich in jedem Chromosom eine Anzahl erblicher Eigenschaften vorhanden ist, die, wie wir noch sehen werden, in ganz bestimmter Reihenfolge gruppiert sind.

Zunächst wollen wir uns jedoch einmal die Geschlechtsverhältnisse bei hermaphroditen und diözischen Pflanzen und ihre Beziehung zu den Chromosomen vor Augen halten.

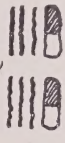
Die zwittrige Pflanze ist also sowohl männlich wie weiblich. Wir können uns dies so vorstellen, daß in dem Chromosomensatz, und zwar in dem Haploidsatz, sowohl das männliche, wie das weibliche Geschlecht vorhanden ist.

Erinnern wir uns z. B. der Schraubenalge *Spirogyra*. Jeder Faden besitzt nur einen haploiden Chromosomensatz. Bei der Kopulation legen sich zwei Fäden nebeneinander und bilden leiterförmige Brücken. Dann wandert der Inhalt der Zellen des einen Fadens, den wir als männlich bezeichnen, in die Zellen des anderen Fadens hinein, wo sich dann die Zygoten bilden. Daß der männliche bzw. weibliche Faden, nur vorübergehend die entsprechende Geschlechtstendenz angenommen hat, zeigt sich darin, daß die isolierten Fäden stets wieder statt des einen Geschlechtes Fäden mit beiden Geschlechtern erzeugen, die dann wieder in Kopulation treten. Das Geschlecht beruht hier also auf einer Dominanzerscheinung. Die Zygote enthält demnach den doppelten Chromosomensatz, in welchem also sowohl die männlichen als die weiblichen Anlagen je zweimal vertreten sind.

Wenden wir uns ferner zu den Characeen, so ist hier der Thallus haploid und bildet männliche und weibliche Sexualzellen, die durch Dominieren des männlichen oder weiblichen Geschlechts an den Vegetationspunkten der Antheridien bzw. Oogonien, zur Entwicklung gelangen. Wir haben hier also den Typus der Monözie oder auch der hermaphroditen Blüte im Haploidsatz.

In den nachstehenden Darstellungen von Chromosomengarnituren ist das Geschlechtschromosom gegenüber den anderen bedeutend größer gezeichnet. Weiß soll die weibliche Tendenz, schraffiert die männliche Tendenz veranschaulichen.

Bei einer zwittrigen Pflanze haben wir in der diploiden Chromosomengarnitur zweimal den ♂ und zweimal den ♀ Faktor vertreten.

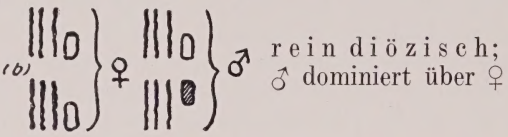


Beide Faktoren sind hier gleichwertig. Bei der Reduktionsteilung entstehen stets gleiche Gameten, die durch Kopulation wieder den angegebenen Chromosomensatz zustande bringen.

Auf die Frage, wie nun in der Blüte einesteils das Andrözeum, anderenteils das Gynäzeum angelegt wird, ist zu antworten, daß in den Vegetationspunkten der Blüte, ebenso wie wir es bereits bei *Chara* gesehen haben, an der einen Stelle eine männliche, an der anderen Stelle eine weibliche Dominanz auftritt, wodurch die Bestandteile der Chromosomengarnitur selbst nicht geändert werden. Dies geht besonders daraus hervor, daß dieses Dominantwerden reversibel ist, so daß in manchen Fällen festgestellt werden konnte, daß in den Samenanlagen, z. B. bei *Salix petiolaris* (Chamberlain 1897), *Calla palustris*, ferner bei *Begonia* (Goebel 1886, Sand 1921) Pollen sich bilden, während bei petaloiden Antheren von *Hyacinthus* in den einzelnen Pollen die Ausbildung von Embryosäcken beobachtet wurde. Als Zwischenglied ist noch die Petaloidie zu nennen, die dadurch zustande kommt, daß die Dominanz des einen Geschlechtes verschwindet, aber nur bis zum Ausgleich, also zum Vegetativwerden, nicht aber völlig in die entgegengesetzte Dominanz umschlägt.

Das Verhalten der diözischen Pflanzen ist nun dadurch zu erklären, daß in der Chromosomengarnitur Veränderungen vor sich gegangen sind. Bei völlig reiner Diözie würde das weibliche Individuum die männchenbestimmenden Chromosomenanteile völlig verloren haben, während das männliche Individuum einen rein weiblichen und einen rein männlichen Haploidsatz besitzen würde, so daß wir also heterogametische Pollenkörner

haben. Die männlichen Individuen würden dann dadurch zustande kommen, daß in diesem gemischten Chromosomensatz die männliche Tendenz dominiert. Demnach würde die reine Diözie folgenden hypothetischen Chromosomensatz aufweisen:



Nun zeigen aber viele bekannte Beispiele, daß die Entfernung des anderen Geschlechts aus dem hypothetischen Geschlechtschromosom nicht völlig durchgeführt ist. Wir erkennen dies daran, daß morphologisch häufig noch männliche oder weibliche Tendenzen mehr oder weniger zum Ausdruck kommen, wenn eine Differenzierung in zwei Geschlechtstypen schon völlig erfolgt ist.

Besonders finden wir, daß das weibliche Geschlecht bei den Pflanzen die Eigenschaften eines Zwitters aufweist, so daß wir annehmen können, daß das weibliche Geschlecht einen zwittrigen Diploidsatz besitzt und nur durch Dominanz weiblich ist. Das männliche Geschlecht ist heterogametisch und besitzt einen hermaphroditischen und einen spezifisch männlichen Haploidsatz.

Eine solche Dominanz des einen Geschlechtes bei hermaphroditischen Chromosomensatz finden wir auch schon bei polygamischen Arten, ja diese Dominanz kann so vorherrschend werden, daß man scheinbar rein diözische Stöcke erhält. So hatte z. B. Correns von *Satureja hortensis* zweierlei Geschlechtsformen zur Verfügung, eine mit nur weiblichen und eine mit weiblichen und zwittrigen Blüten auf einem Stocke. Aus Samen von rein weiblichen Stöcken (richtiger: von Stöcken mit rein weiblichen Blüten) erhielt er fast ausschließlich Pflanzen, die ebenfalls rein weiblich waren, aus Samen von den Stöcken mit weiblichen und zwittrigen Blüten — und zwar einerlei, ob von deren weiblichen oder deren zwittrigen Blüten stammend — neben einigen rein weiblichen vorwiegend wieder Pflanzen mit diesen beiderlei Blüten. Analoge Verhältnisse fand Correns bei *Silene inflata*, *Silene dichotoma* u. a.

Dabei ist beachtenswert, daß nur die Stöcke mit beiderlei Blüten durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt werden können. Die rein weiblichen Stöcke dagegen müssen immer durch Pollen von den Stöcken mit beiderlei Blüten bestäubt werden. Trotzdem sind die Nachkommen dieser weiblichen Stöcke fast ausschließlich rein weiblich.

Nach den vorausgehenden Erörterungen ist es vor allem klar, daß die *Satureja* mit beiderlei Blüten karyologisch ein Zwitter ist. Daraus jedoch, daß auch rein weibliche Blüten an diesen Stöcken auftreten, ist ersichtlich, daß bereits eine beträchtliche weibliche Dominanz vorhanden ist, die das Auftreten männlicher Blütenorgane an diesen Stellen verhindert. Bei der *Satureja* mit nur weiblichen Blüten ist diese Dominanz noch viel mehr ausgeprägt. Bei der Befruchtung der letztgenannten hat also die Eizelle beide Geschlechtschromosomen im Haploidsatz allerdings mit starker weiblicher Dominanz, der Spermakern ist genotypisch gleich zusammengesetzt, allerdings ohne bestimmte Dominanz. Daraus erklärt sich, daß die Nachkommen nur weibliche Blüten besitzen; es kommen jedoch Ausnahmen vor,

und diese Ausnahmen zeigen die Reversibilität des Vorganges an und beweisen dadurch, daß es sich hier nur um phänotypische Änderungen, also um Dominanzerscheinungen und nicht um genotypische Änderungen der Geschlechtstendenz handelt.

Bei *Urtica dioica* treten gelegentlich an weiblichen Stöcken kleine männliche Blüten auf, die nur weibliche Nachkommen erzeugen; auch hier besitzt die Eizelle eine weibliche Dominanz, während die Pollen wahrscheinlich einen zwittrigen indifferenten Chromosomensatz besitzen.

Die weiblichen Stöcke können als genotypische normale Zwitter mit weiblicher Dominanz angesehen werden. Beim männlichen Geschlecht übt natürlich der genotypisch männliche Haploidsatz auf den zwittrigen Haploidsatz eine entsprechende Dominanz aus.

Nun erscheint aber bemerkenswert, daß bei den männlichen Stöcken die genotypisch bedingte männliche Dominanz auch in dem zwittrigen Haploidsatz eine phänotypisch männliche Dominanz induziert, welche sich

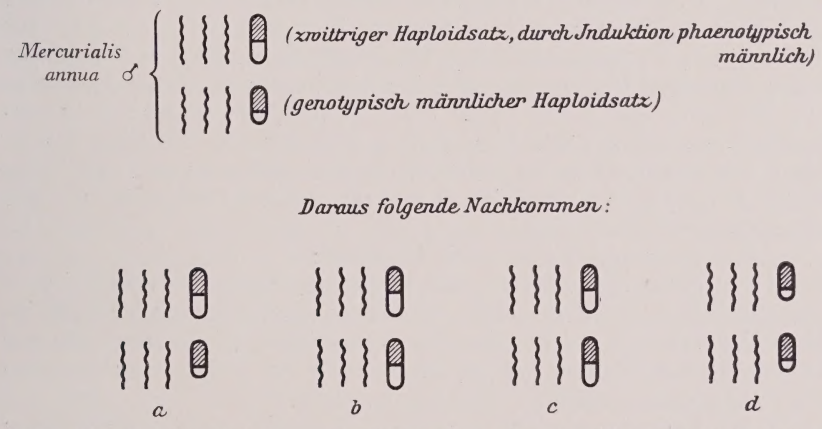


Abb. 118. Schema der Chromosomengarnitur eines ♂ *Mercurialis*-Stockes nebst Nachkommen.

weiter vererbt. Dies zeigen die Ergebnisse von Strasburger, der an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* weibliche Blüten fand, die rein männliche Nachkommenschaft lieferten. Wir können diesen Vorgang in beifolgendem Schema wiedergeben.

Es werden also die entstandenen männlichen Stöcke der F_1-Generation zur Hälfte (a und d) genotypisch männlich sein und zur Hälfte (b und c) phänotypisch männlich.

Ebenso wie bei *Urtica* usw. können wir auch für *Melandrium* annehmen, daß das ♂ Geschlecht genotypisch festgelegt ist, während das ♀ Geschlecht nur phänotypisch bedingt ist. Dies geht besonders aus den Untersuchungen von Shull (1910, 1911, 1912) hervor. Dieser fand als „Mutanten" mehrfach erblich zwittrige Individuen und untersuchte ihre Erblichkeit. Geselbstet gaben diese Zwitter im wesentlichen Weibchen und Zwitter und daneben nur ganz vereinzelte reine Männchen. Für diese Zwitter müssen wir also einen homogametisch zwittrigen Haploidsatz annehmen, denn bei den Zwittern kommen beide Tendenzen zum Ausdruck, während die weiblichen Pflanzen als phänotypisch weiblich, die männlichen als phänotypisch männlich zu erklären sind. Wir sehen aber bereits, daß hier die zwittrige

Chromosomengarnitur mehr dazu neigt, phänotypische Weibchen zu bilden, wie es ja normalerweise bei *Melandrium* allein der Fall ist.

Kreuzungen zwischen „reinen" Weibchen und Pollen von Zwitterpflanzen gaben reine Weibchen, Zwitter und ebenfalls wieder ganz vereinzelt Männchen. Da sowohl der Haploidsatz der „reinen" Weibchen, wie der der Zwitterpflanzen zwittrig ist, liegen die Verhältnisse hier ganz klar: Es handelt sich genotypisch um Zwitterpflanzen, die zum Teil phänotypische Weibchen, zum Teil phänotypische Männchen bilden, also um polygame Zwitter.

Kreuzungen zwischen Zwittern und r e i n e n Männchen gaben Weibchen, Männchen und Zwitter. Da die r e i n e n Männchen heterogametisch sind, müssen hier die Nachkommen teils genotypisch ♂, teils genotypisch ♀ sein; diese letzteren können phänotypische Weibchen oder Männchen bilden oder aber als Zwitter in die Erscheinung treten.

Eine weitere Arbeit über die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium* liegt vor von G ü n t h e r und P a u l a H e r t w i g (1922). Diese fanden an ihren zwittrigen Stöcken in bezug auf die Stärke der Zwittrigkeit alle Übergänge zwischen Hermaphroditen, die sowohl nach der Zahl der zwittrigen Blüten, wie auch der Ausbildung der Fruchtblätter in diesen, fast reine Männchen waren und Pflanzen, die einen kräftig entwickelten Fruchtknoten mit vier Narben und fast nur zwittrige Blüten besaßen. Die Antheren waren meistens normal entwickelt und enthielten normalen Pollen, doch fanden sich auch Zwitter mit mißbildetem befruchtungsunfähigem Pollen.

Aus den Kreuzungen ergab sich folgendes:

1. Die Eizellen des Zwitters übertragen die Eigenschaft zwittrig.
2. Der Pollen eines Zwitters ist ebenfalls an der Vererbung der Zwittrigkeit beteiligt, denn die Eizellen eines Zwitters bringen bei Selbstbestäubung keine männlichen Pflanzen hervor, während sie bei Bestäubung mit normalen Pollen auch männliche Pflanzen erzeugen.
3. Die Schwestern der Zwitter, die sich äußerlich nicht von normalen Weibchen unterscheiden, besitzen Eizellen, die ebenfalls die Eigenschaft zwittrig auf ihre Nachkommen übertragen. Auch hier ist der Pollen des Zwitters und des normalen Männchens, von ungleicher Wirksamkeit.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß die Zwitter den normalen zwittrigen Chromosomensatz besitzen, während aber gewöhnlich diese Zwitter infolge weiblicher Dominanz die normalen Weibchen darstellen, ist bei diesen Zwittern diese weibliche Dominanz wieder verschwunden und es treten neben Zwittern Blüten mit männlicher oder weiblicher Dominanz auf, d. h. also, die auftretenden *Melandrium*-Weibchen besitzen eine geringere weibliche Dominanz als die normalen Weibchen, und diese Dominanz kann bei den Nachkommen teils erhalten bleiben, oder aber, die Nachkommen zeigen keine weibliche Dominanz mehr und sind dann Zwitter. Also auch hier müssen wir annehmen, daß die Zwitter den rein zwittrigen Chromosomensatz besitzen, der sich von dem rein weiblichen Chromosomensatz nur durch Dominanzverschiebung unterscheidet.

Wenn wir ferner das Verhalten der ♀ Stöcke von *Melandrium album* nach der Infektion mit *Ustilago violacea* erwägen, wo das Gynaezeum durch die Infektion am Wachstum verhindert wird und sich nunmehr Antheren entwickeln, so können wir uns gut vorstellen, daß hier nach der Ausschaltung der ♀ Blütenanlagen durch den Pilz die vorher rezessiven ♂ An-

lagen des zwittrigen Chromosomensatzes nunmehr Antheren entwickeln. Wenn diese Antheren fruchtbar wären, so könnten sie nur homogametischen Pollen erzeugen, also niemals genotypisch ♂ Nachkommen bilden. Ihre Entwicklung bedeutet also einen Parallelfall zu der Entwicklung der reduzierten ♂ Blüten von *Urtica* und *Mercurialis* auf ♀ Stöcken und vor allem auch unserer *Plantago*-Arten mit geschlossenen Blüten. Der Unterschied ist nur der, daß die genannten ♀ und ♂ Blüten von *Urtica* und *Mercurialis* sich von monözischen Pflanzen ableiten, während die ♀ *Melandrium*- und *Plantago*-Blüten sich von hermaphroditen Pflanzen direkt ableiten. Es handelt sich also bei *Melandrium* nicht um eine Umänderung des Geschlechtes durch *Ustilago*, sondern um korrelatives Wachstum der morphologisch ♂ aber zytologisch ♀ Geschlechtsanlagen. Wir finden also, daß diese Antheren zwittrig sind im Gegensatz zu den Antheren bzw. Pollen, der normalen *Melandrium*-Männchen. Nachdem nunmehr von verschiedenen Autoren (Blackburn 1923, Winge 1923 und Heitz 1925) Geschlechtschromosomen bei *Melandrium album* festgestellt sind, kann ich mich bei diesen Darlegungen auf positive zytologische Befunde stützen.

Besonders wichtig dürfte es sein, die Änderung der Geschlechtsverhältnisse bei Kreuzung hermaphroditer Arten mit diözischen an Hand unseres Schemas zu betrachten.

Correns bestäubte ♀ Pflanzen der *Bryonia dioica* mit Pollen der monözischen *Bryonia alba* und erzielte 100 % ♀ Nachkommen, doch waren viele von diesen Weibchen nicht ganz rein weiblich, sondern sie bildeten zunächst einige nicht taugliche ♂ Blütenstände aus, ehe sie die sehr zahlreichen ♀ Blütenstände entwickelten. Correns sagt dann: „Es ist bei ihnen also auch die Einhäusigkeit der *Bryonia alba* wenigstens angedeutet. Da sie aber physiologisch rein ♀ sind, sollen sie auch fernerhin einfach Weibchen heißen. Das Verhalten ist deshalb von Interesse, weil aus ihm doch wohl hervorgeht, daß die Keimzellen der *Bryonia alba* nicht einfach ‚männliche' oder ‚weibliche' Tendenz haben, sondern einhäusige."

Stellen wir für diesen Fall unser Schema zusammen, so hat die weibliche *Bryonia dioica* einen zwittrigen Chromosomensatz mit weiblicher Dominanz, während die Pollen der *Bryonia alba* einen zwittrigen Chromosomensatz ohne wesentlich ausgesprochene Dominanz besitzen. Bei der Kreuzung bewirkt dann die weibliche Dominanz des Haploidsatzes der *Bryonia dioica*, daß die Nachkommen so gut wie sämtlich Weibchen werden, die kleinen männlichen Blüten verdanken ihre Entwicklung dem teilweisen Rückschlagen der weiblichen Dominanz.

Als Correns die Weibchen von *Bryonia alba* mit dem Pollen von *Bryonia dioica* bestäubte, erhielt er 50 % männliche und 50 % weibliche Nachkommen. Die weiblichen Blüten von *Bryonia alba* haben höchstens eine geringe weibliche Dominanz, während die Pollen von *Bryonia dioica* zur Hälfte einen männlichen Chromosamensatz zur Hälfte einen zwittrigen besitzen, wodurch sich die Ergebnisse erklären.

Diese Verhältnisse zeigen also, daß die weibliche Dominanz bei den weiblichen Stücken manchmal mehr, manchmal weniger ausgebildet ist, und daß es zu reversiblen Zuständen kommen kann, alles Beweise dafür, daß die Weibchen der zweihäusigen Pflanzen nur einen Phänotypus und keinen Genotypus darstellen.

Ziehen wir nunmehr einen Schluß aus unseren Betrachtungen, so können wir sagen: „Das Geschlecht der Pflanzen ist bedingt durch den

Chromosomensatz, es kann entweder genotypisch bedingt sein, nämlich durch eine nicht reversible Änderung des Chromosomensatzes, oder phänotypisch, d. h. ein hermaphroditischer Chromosomensatz liefert entweder hermaphroditische Blüten oder durch Dominanz männliche oder weibliche Blüten. Eine solche Dominanz ist umkehrbar und kann experimentell beeinflußt werden.

Die phänotypische Geschlechtsbildung ist als primitivere Entwicklungsform anzusehen; in vielen Fällen wird die Dominanz erblich, z. B. bei weiblichen Stöcken mit hermaphroditischem Chromosomensatz. Aus einer solchen, durch viele Generationen vererbten Dominanz kann sich dann eine genotypisch bedingte Geschlechtsbildung entwickeln.

c) Crossing over und Koppelung.

Daß in einem Chromosom mehrere Erbfaktoren lokalisiert sein können, haben wir also an der geschlechtsgebundenen Vererbung gewisser Eigenschaften gesehen, daß aber anderseits in jedem Chromosom eine außerordentliche Menge verschiedener Erbfaktoren lokalisiert sein müssen, geht daraus hervor, daß für einzelne Pflanzen weit mehr vererbbare Eigenschaften festgestellt sind, als Chromosomen vorhanden sind. So weist z. B. Baur (1922) darauf hin, daß *Antirrhinum majus* in der Haploidgeneration nur acht Chromosomen hat, obwohl bereits etwa 150 vererbbare Grundunterschiede bekannt sind. Im Tierreich findet man gleiche Verhältnisse. So besitzt die Taufliege (*Drosophila melanogaster*), die zu einem klassischen Untersuchungsobjekt geworden ist, haploid vier Chromosomen, aber etwa 300 verschiedene vererbbare Eigenschaften. (Die folgenden Ausführungen über diese schwierige Materie entnehme ich wegen der klaren Darstellungsweise der „Vererbungslehre“ von Baur [1922]).

„Nun zeigt aber die bahnbrechende Durchforschung der Koppelungserscheinungen, die wir Morgan und seinen Schülern für *Drosophila* verdanken, daß diese rund 300 Grundunterschiede durchaus nicht alle frei voneinander mendeln, sondern daß sie untereinander viele Koppelungen zeigen.

Und zwar lassen sich vier Gruppen von Faktoren unterscheiden, wobei immer die Faktoren einer Gruppe untereinander gekoppelt sind. Also wir finden so viele unabhängig voneinander mendelnde ‚Gruppen von Faktoren‘ als *Drosophila* Chromosomen hat!

Damit war der Schlüssel zum Verständnis der ganzen Erscheinung gegeben. Weitere Untersuchungen, vor allem über den Grad der Koppelung der einzelnen zu je einer solchen Gruppe gehörenden Faktoren, führten rasch zu ganz bestimmten Vorstellungen über die der Mendelspaltung zugrunde liegenden zytologischen Vorgänge. Die Vorstellungen sind die folgenden:

1. Die Chromosomen bestehen aus kettenartig zusammenhängenden Teilstücken. Die einzelnen Glieder der Kette wollen wir weiterhin als Chromomeren bezeichnen. Diese Chromomeren sitzen im Chromosom in einer ganz bestimmten Reihenfolge angeordnet. Vor der Reduktionsteilung legen sich jeweils die beiden einander homologen Chromosomen der beiden Chromosomensätze dicht aneinander und es findet dabei ein Austausch von größeren oder kleineren Stücken der Chromomerenkette statt (crossing over der amerikanischen Autoren), so wie es schematisch in Abb. 119 dar-

gestellt ist. Es entstehen auf diese Weise Chromosomen, die aus Stücken der beiden Ausgangschromosomen zusammengesetzt sind.

2. Die anatomische Grundlage (entwicklungsmechanische Ursache) eines mendelnden Grundunterschiedes ist eine chemische oder physikalische Verschiedenheit im Bau zweier einander entsprechender Chromomeren. Um ein ganz einfaches, schematisches Beispiel zu geben, beruhe etwa der Unterschied einer radiär pelorischen (ee) und einer zygomorphen (EE) Löwenmaulsippe darauf, daß im Chromomer Nr. 127 des Chromosoms Nr. VI der E-Sippe ein OH-Molekül sitzt, wo im Chromomer 127 des Chromosoms Nr. VI der C-Sippe ein H-Atom sitzt.

3. Das „Mendeln", d. h. die Verteilung der einzelnen Grundunterschiede in den überhaupt möglichen Kombinationen auf die Sexualzellen beruht auf zweierlei Dingen: 1. darauf, daß vor der Reduktionsteilung

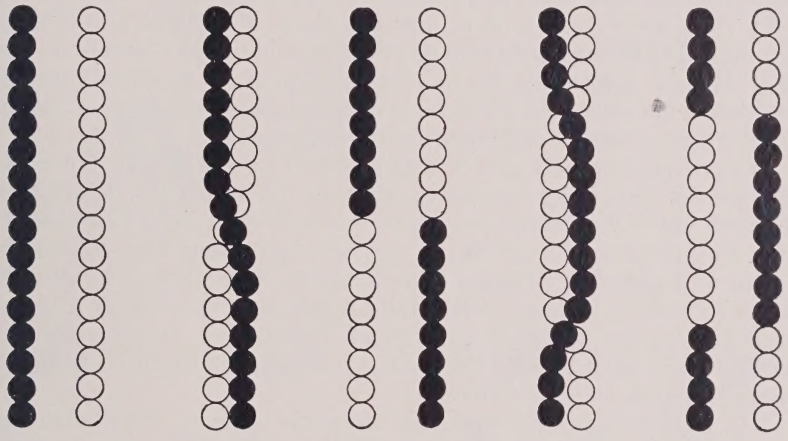


Abb. 119. Schematische Darstellung des Chromomerenaustausches zwischen zwei homologen Chromosomen. a, a_1, a_2 einfacher Austausch, b, b_1 doppelter Austausch. (Nach Baur 1922.)

zwischen zwei homologen Chromosomen der in Abb. 119 abgebildete Chromomerenaustausch stattfindet, und 2. darauf, daß die Chromosomen der beiden verschiedenen Sätze bei der Reduktionsteilung in der in Abb. 41 dargestellten Weise auf die Tochterzellen verteilt werden. An sich würde allein schon der Vorgang des Chromomerenaustausches (Abb. 119) genügen, um sowohl das freie Mendeln, wie auch die Koppelungserscheinungen zu erklären. Nach manchen mikroskopischen Beobachtungen scheint aber auch der — theoretisch überflüssige! — Vorgang der Chromosomenverteilung ebenfalls sichergestellt.

4. Aus 3 folgt, wenn man sich daran erinnert, daß immer größere oder kleinere Stücke der Chromomerenkette und nicht etwa jedes einzelne Chromomer frei für sich vertauscht werden, daß zwei Grundunterschiede, die in zwei verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind, frei voneinander mendeln müssen, daß dagegen zwei Grundunterschiede, die im gleichen Chromosom liegen, zwar auch mendeln, aber Koppelung zeigen müssen. Es folgt daraus ferner, daß wir bei jeder Pflanzen- und Tierart so viele Gruppen von untereinander gekoppelten Erbfaktoren müssen erkennen können, wie diese Spezies haploid Chromosomen hat.

5. Der Chromomerenaustausch erfolgt im allgemeinen so, wie es in Abb. 119 schematisch dargestellt ist, d. h. ein Chromosom zerreißt nur in wenige Stücke. Daraus folgt, daß, je weiter zwei Faktoren in den Chromosomen auseinanderliegen, desto größer die Wahrscheinlichkeit ist, daß zwischen ihnen der Riß hindurchgeht. Sie werden also häufiger auseinanderkommen — d. h. eine schwächere Koppelung zeigen — als Faktoren, die in zwei nahe beisammenliegenden Chromomeren lokalisiert sind. Umgekehrt muß der Grad der Koppelung, den zwei Faktoren zeigen, gewissermaßen einen Maßstab abgeben für den Abstand der beiden Chromomeren, in denen die beiden Faktoren lokalisiert sind.

Wir sind bisher von der Voraussetzung ausgegangen, daß in jedem einzelnen Chromomer nur ein einziger Faktor für einen Grundunterschied vorhanden sei. Es kann aber auch in einem Chromomer mehr als ein Erbfaktor lokalisiert sein, diese erkennt man daran, daß solche Koppelungen völlig absolut sind, d. h. daß bei ihnen keine Überkreuzung und demgemäß ein Faktorenaustausch mit dem allelomorphen Chromosom stattfindet. Baur bezeichnet die in einem Chromomer zusammenliegenden Erbfaktoren als unilokale Faktoren, während die englisch-amerikanische Literatur von „multiple allelomorphisme“ spricht.

Einen weiteren Fall von Crossing over schildert Surface (1916) bei der Kreuzung von *Avena fatua* und *A. sativa var. Kherson*. Die blühenden Ähren von *Avena fatua* sind von schwarzer oder dunkelbrauner Farbe. Die unteren und die oberen Körner einer jeden Ähre haben stark gekniete und gedrehte Grannen. Die Rückseite jedes Korns ist mit einer dichten Pubeszenz bedeckt. Gleichfalls findet sich ein dichter Ring von kurzen Haaren um die Basis eines jeden Korns. Der Ansatz eines jeden Korns ist stark behaart. Die Basis eines jeden Korns ist zu einem breiten scheibenförmigen Ring erweitert.

Das Korn von *Avena sativa var. Kherson* ist gelb. Es besitzt keine Grannen, höchstens findet man gelegentlich ein Ährchen mit einer sehr schwachen Granne, und zwar nur an den unteren Körnern. Diese Art entbehrt im Gegensatz zur vorigen jeder Behaarung an den genannten Stellen. Die Basis des Korns ist eng und zusammengezogen.

Das Gen für die Behaarung an der Rückseite des unteren Korns ist teilweise gekoppelt mit dem Faktor der schwarzen Farbe. Die F_2-Generation ist zu klein, um das exakte Verhältnis der Koppelung zu bestimmen, es finden sich jedoch etwa 0,7 % Überkreuzungen. Das Gen für die Behaarung auf der Rückseite des oberen Korns trennt sich unabhängig von dem Farbenfaktor, ausgenommen, daß in Abwesenheit des Gens für die Behaarung an dem unteren Korn, das Gen für die Behaarung des oberen Korns nicht in Wirkung tritt. In diesem Sinne ist das Gen für die Behaarung des unteren Korns ein Basalpubeszenzfaktor, ähnlich dem bei vielen Tieren und Pflanzen gefundenen Farbenfaktor.

Anderseits ist das Gen für die Pubeszenz auf der Rückseite des oberen Korns gekoppelt mit der Basis von *A. fatua*. Hier finden sich Überkreuzungen zu 1,5 %.

Über die bisherigen Versuche bei Pflanzen in ähnlicher Weise, wie es Morgan für *Drosophila* tat, die Lage der Gene in bestimmten Chromosomen festzustellen, berichtet Tischler (1922) folgendermaßen: „Für *Lathyrus* und *Primula* hat nun Bridges (1914) den Versuch gemacht, in ähnlicher Weise wie bei *Drosophila* eine ‚Topographie‘ der Chromo-

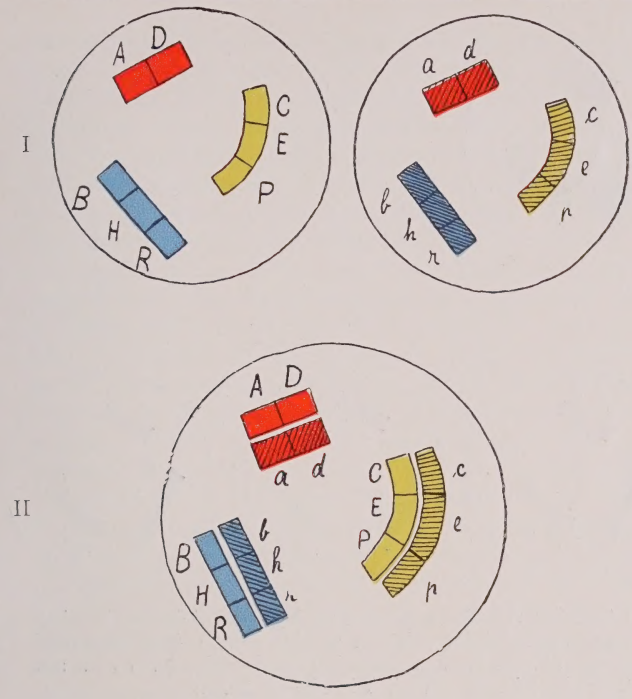
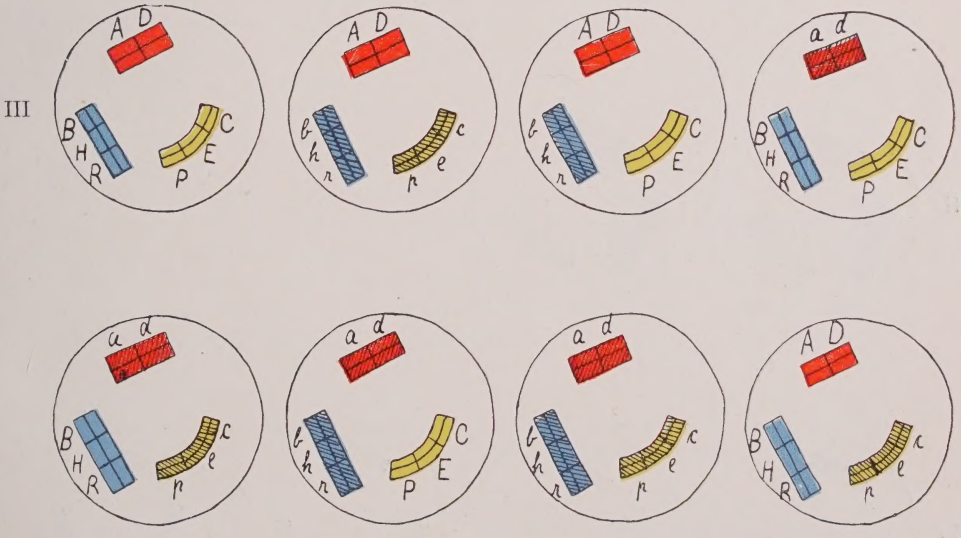


Abb. 120 a. Schema, das Zusammentreffen zweier Gameten mit je drei qualitativ (I) ungleichen Chromosomen in einer Zygote (II) zeigend. Die Buchstaben bedeuten die Gene, die Querstriche innerhalb der Chromosomen sollen die Chromomerengrenzen angeben. (Nach Tischler 1922.)



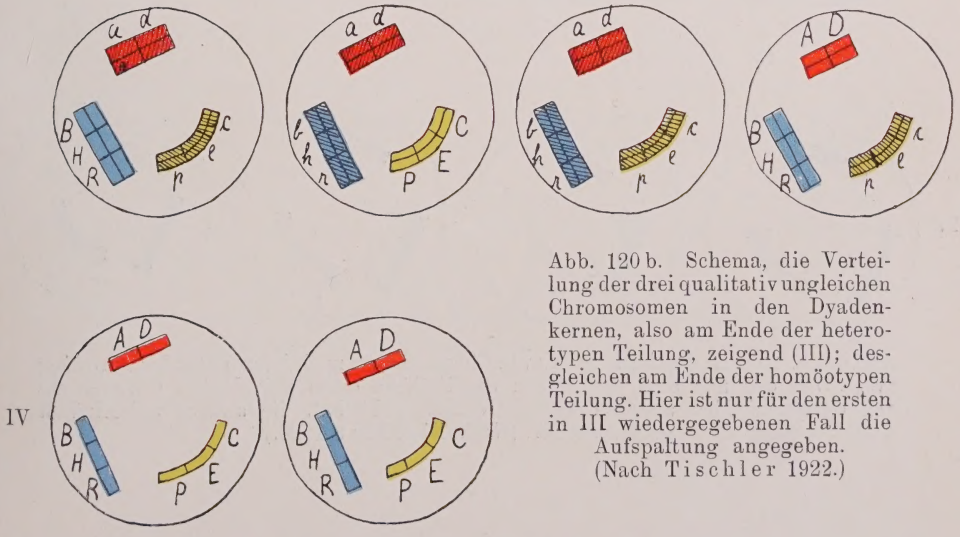


Abb. 120 b. Schema, die Verteilung der drei qualitativ ungleichen Chromosomen in den Dyadenkernen, also am Ende der heterotypen Teilung, zeigend (III); desgleichen am Ende der homöotypen Teilung. Hier ist nur für den ersten in III wiedergegebenen Fall die Aufspaltung angegeben. (Nach Tischler 1922.)

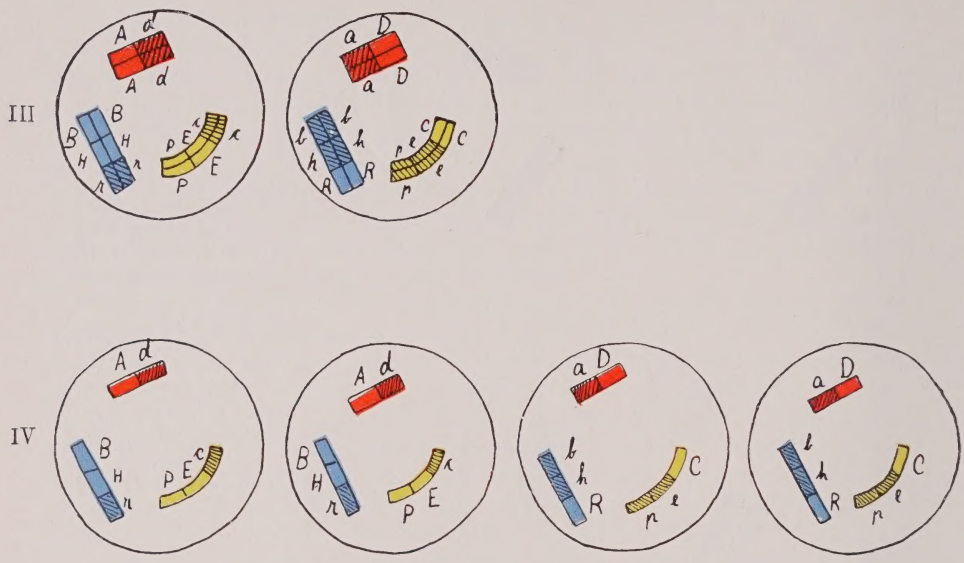


Abb. 121 a. Schema des Austausches von Chromomeren nach gewöhnlichem „Crossing over"; die gestrichelten Chromosomenteile gehören wieder wie in Abb. 120 dem Elter mit den „Recessivgenen" an. In III am Ende der Dyadenteilung. In IV am Ende der Tetradenteilung. (Nach Tischler 1922.)

Abb. 121 b. Schema des Austausches von Chromomeren nach jener Form des „Crossing over", bei der nur eine der beiden Spalthälften eines univalenten Chromosoms den entsprechenden anderen Partner eingetauscht hat, die andere unbeeinflußt geblieben ist. (Nach Tischler 1922.)

somen aufzustellen, doch kennen wir hier noch zu wenig Gene. Sturtevant (1915) brachte weiter eine Anzahl von Fällen aus der Literatur zusammen, bei denen bestimmte Koppelungen sichergestellt sind (für *Lathyrus*, *Pisum*, *Matthiola*, *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Senecio*), und Morgan (1919) hat die Liste erweitert (*Primula*, *Triticum* usw.). In ganz allgemein gehaltenen Worten sagte auch bereits Honing (1916), als er zwei Rassen von *Canna* kreuzte, die sich in mehr Genen unterscheiden, als Chromosomen vorhanden sind (neun), daß ‚in none of the sowings the segregation ratios correspond to those which may be expected from an independent Mendelian segregation'. Aber wir haben auch speziellere Angaben. So suchte Surface (1916) für *Avena* zu zeigen, daß in einem bestimmten der 21 Chromosomen allein neun der bekannten Gene enthalten sind, und daß anderseits die drei Gene, die ‚polymer' die Schwarzfärbung der Spelzen bedingen, in drei verschiedenen Chromosomen liegen müssen. White (1917) erörtert eingehend, daß sich die bei *Pisum* aufgefundenen mehr als 35 Gene genau auf 7 Gruppen — den 7 Chromosomen entsprechend — verteilen lassen. Dabei waren damals 4 Gruppen mit Sicherheit und 3 weitere mit Wahrscheinlichkeit zu unterscheiden. D. F. Jones (1917) berichtet über erste Versuche, die Gene bei *Solanum lycopersicum* in bestimmten Chromosomen zu lokalisieren, ferner haben D. F. Jones und Gallastegui (1919) bei *Zea mays* schon für drei Chromosomen drei, drei und zwei gekoppelte Merkmale festgestellt. Auch gibt v. Ubisch (1921) für *Hordeum* einige Faktorenverteilungen auf die sieben Chromosomen an."

„Bei weitem am glänzendsten wird sich aber in absehbarer Zeit die Analyse für *Antirrhinum majus* gestalten, für das Baur nicht weniger als 110 gesonderte Gene kennt (briefl.). Dabei ist die Chromosomenzahl nur acht (höchstens neun). Schon 1918 wußte Baur z. B., daß die von ihm mit FSG × MJA bezeichneten Gene alle in einem Chromosom liegen müssen. Aber gerade an diesem Beispiel zeigte sich auch, daß die Koppelung nicht unter allen Umständen überall gleichfest ist. Und zwar hatten die durch den Druck oben verbundenen Gene eine besonders feste Bindung. Hierin scheint mir ein Unterschied gegenüber *Drosophila* — wenigstens gegenüber dem weiblichen Geschlecht — zu bestehen. Denn bei dieser Gattung konnte prinzipiell zwischen sämtlichen Genen ein Koppelungsbruch eintreten, wenn auch im Einzelfalle nahe beieinanderliegende durch sogenannte ‚Interferenz'-Wirkungen fest zusammenhielten (so z. B. Morgan, Sturtevant, Müller und Bridges 1915, S. 64). Bei *Antirrhinum* aber ist die Koppelung zwischen bestimmten Genen absolut. Und hier können wir an unsere morphologischen Erfahrungen anknüpfen und sagen, diese absolut verkoppelten Gene befinden sich in einem Teilabschnitt eines Chromosoms, den wir ‚Chromomer' nannten."

Eine absolute Koppelung, wo also zwischen zwei bestimmten Chromosomen kein Austausch vorgenommen wird, finden wir ferner bei bestimmten Geschlechtschromosomen von Tieren. Dies Verhalten wird von den englisch-amerikanischen Autoren als völlige „linkage" bezeichnet.

Hervorzuheben sind auch die Koppelungserscheinungen von Blütenfarbe und Samenfarbe bei *Lupinus angustifolius*. Hallquist (1921) nimmt für seine Faktoren BF und V Lage im gleichen Chromosom an. B und V und F und V müssen viel weiter voneinander entfernt liegen als B und F. B und F liegen sehr nahe beieinander, vielleicht in demselben

Chromomer, so daß hier ebenfalls eine absolute Koppelung vorliegen würde.

Daß anderseits solche Erbeinheiten, für die man vielleicht a priori eine Lage im gleichen Chromosom annehmen möchte, zum Teil in verschiedenen Chromosomen liegen können, zeigen die Untersuchungen von Nilsson-Ehle (1922) über Chlorophyllmutationen bei *Hordeum*. Der Autor gelangt zu dem Schluß, daß die Erbeinheiten, welche die Chlorophyllmutationen bewirken, entweder in verschiedenen Chromosomen oder verhältnismäßig weit entfernt voneinander im gleichen Chromosom gedacht werden müssen, nur in einem Fall zeigte sich eine ziemlich starke Koppelungserscheinung.

Nach Babcock und Collins (1922) liegen auch die beiden dominanten Faktoren, welche die „Haarigkeit" bei *Crepis capillaris* (L.) Wallr. bedingen, in verschiedenen Chromosomen.

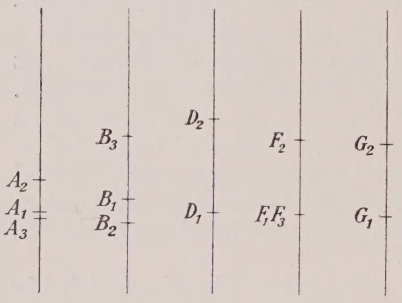


Abb. 122. *Lathyrus odoratus*. Vorläufiges Schema für die fünf Vererbungsgruppen, die bisher identifiziert sind. Die Abbildung zeigt nur die relative, nicht die wirkliche Lage der Vererbungsgruppen im Chromosom. B_2 kann z. B. nahe der Mitte oder am Ende des Chromosoms liegen. (Nach Punnett 1925.)

Wie ferner Lindhard (1923) fand, erweist sich der Begrannungsfaktor bei den Speltoidmutationen als sehr fest mit dem Speltoidkomplex gekoppelt, während bei der *Compactum*-Form, die ebenfalls den Speltoidkomplex enthält, eine solche Koppelung durch Lokalisation der Gene im gleichen Chromosom nicht anzunehmen ist. Die Ergebnisse lassen sich dadurch erklären, daß eine Gruppe von Chromosomen gemeinsam wandert. Lindhard vermutet, daß die *Compactum*-Form hervorgerufen ist durch Wegfall eines Chromosoms, und daß dadurch auch die Koppelung zwischen Begrannungs- und Speltoidfaktoren gelöst ist.

Bei *Lathyrus odoratus* sind bisher (Punnett 1923) 8 Koppelungsgruppen bekannt. Es besteht hier insofern eine gewisse Schwierigkeit, als nur 7 Haploidchromosomen vorhanden sind; doch ist es wahrscheinlich, daß zwei der genannten Koppelungsgruppen in einem Chromosom zusammenliegen. Punnett (1925) zeichnet dann fünf Chromosomen, bei denen er diese Koppelungsgruppen in ihrer gegenseitigen Lage wiedergibt. Weitere Untersuchungen sind jedoch nötig, um die genaue Lage der Vererbungsgruppen im Chromosom festzulegen.

Koppelungserscheinungen wurden ferner von Ikeno (1924) bei der Vererbung der Blütenfarbe von *Portulaca grandiflora* festgestellt, aus denen hervorgeht, daß die betreffenden Faktoren teils in ein Chromosom verlegt werden müssen, während andere keine Koppelung zeigten und daher auf verschiedene Chromosomen zu verteilen sind.

Während früher die Schreibweise für die einzelnen Faktoren ganz willkürlich war, werden diese jetzt in der Weise benannt, daß die einzelnen Koppelungsgruppen = Chromosomen mit großen Buchstaben bezeichnet werden und die einzelnen Faktoren mit arabischen Zahlen, so z. B. A_1, A_2 usw., B_1, B_2.

d) Letale Faktoren.

Besonders schöne Koppelungserscheinungen lassen sich ferner bei den letalen Faktoren feststellen. Die letalen Faktoren sind ferner noch bemerkenswert durch die Häufigkeit ihres Auftretens und wegen der Komplikationen, die dadurch entstehen, daß sie die Wirkung anderer Faktoren verdecken. Man unterscheidet gametische letale Faktoren, die die haploiden Geschlechtszellen, welche sie enthalten zerstören und ferner zygotische Letalfaktoren, die die Entwicklung des Embryo verhindern. Es kann der Fall eintreten, daß der Letalfaktor z. B. nur an Pollenkörnern zur Auswirkung gelangt, nicht an Eizellen, wodurch dann die Möglichkeit gegeben ist, daß der Letalfaktor auf die Hälfte der Nachkommenschaft übertragen wird. Das Vorkommen gametischer Letalfaktoren ist bereits von de Vries und anderen angezogen worden, um die Besonderheit der „doppelt reziproken Bastarde" zu erklären.

Vor allem wird das Zahlenverhältnis der zu erwartenden Bastarde durch einen Letalfaktor wesentlich verschoben, wie de Vries (1924) für den Bastard *Oenothera lucida* (*deserens* × *Lamarckiana laeta*) nachgewiesen hat.

Letale Faktoren kennt man im Pflanzenreich vor allem bei *Oenothera*. Nilsson (1912, 1915) zeigte, daß die Rotnervigkeit der Oenotheren in Verbindung mit Weißnervigkeit zwar nach den Mendelschen Regeln spaltet, daß aber das homozygotische RR nie vorkommt; diese Kombination ist stets letal. Im besonderen sind hier noch die Arbeiten Renners zu erwähnen, auf die später einzugehen ist.

Eine eingehende Darstellung des *Oenothera*-Problems findet sich in den Sammelreferaten von Lehmann (Zeitschr. f. Botanik 1918, S. 517, 1920, S. 61 und 1921, S. 231). In dem dritten Sammelreferat sind insbesondere auch die Beziehungen des Crossing over zur *Oenothera*-Forschung und hierbei die letalen Faktoren erörtert.

Während bisher im Pflanzenreich zwar das Vorkommen von letalen Faktoren in vielen Fällen sichergestellt wurde, gelang es erst Ikeno (1924), bei *Plantago contorta* die mutative Entwicklung von zwei letalen Faktoren L und l und ihr häufiges Vorkommen als „balanced lethals" im Sinne Müllers nachzuweisen.

Die Bastardierung der *contorta*-Sippe mit der *typica* gibt F_1-Pflanzen von dem *typica*-Typus, so daß das *contorta*-Merkmal als rezessiv im Sinne Mendels aufzufassen ist. Die F_2-Generation besteht aus *typica*- und *contorta*-Individuen im ungefähren Zahlenverhältnis 3:1. Man kann daher in dieser Beziehung die *typica*-Sippe durch TT und die *contorta* durch tt bezeichnen. F_1 ist somit Tt, und F_2 besteht aus TT + Tt + tT + tt, d. h. die Spaltung geschieht nach dem einfachsten Mendelschema.

Bei Selbstbefruchtung liefert jede *contorta*-Pflanze gewöhnlich nur ihresgleichen, aber nicht selten außer denselben wenige *typica*-Pflanzen. Es ist ohne weiteres klar, daß diese Tatsache nicht als Spaltung zu deuten ist, denn das *contorta*-Merkmal ist rezessiv, und deshalb können die *contorta*-Pflanzen nicht heterozygotisch sein. Diese Erscheinung nennen wir Rückmutation, ein Vorgang, der bisher schon bei vielen Pflanzen beobachtet wurde, z. B. bei *Mirabilis* (Correns), *Antirrhinum* (de Vries), *Zea* (Emerson), *Oryza* (Terao), *Portulaca* (Blakeslee, Ikeno), *Plantago variegata* und *contracta* (Ikeno), *Celosia* (Terasawa) u. a.

Sie besteht eigentlich darin, daß das rezessive Gen eines Allelomorphenpaares sich in das korrespondierende dominante umwandelt. So besteht in genanntem Falle die Rückmutation in der Umwandlung von einem oder zwei t bei tt (= *contorta*) zu T, wobei die *typica*-Pflanzen (= Tt oder TT) produziert werden können. Bei Selbstbefruchtung gaben die durch Rückmutation entstandenen Pflanzen *typica*- und *contorta*-Nachkommen im Verhältnis 3:1, woraus hervorgeht, daß sie völlig der F_1-Generation aus *contorta* × *typica* entsprechen, so daß sie also auch als Tt zu bezeichnen sind. Es besteht also die Rückmutation in diesem Falle in der Umwandlung von nur einem t bei tt zu T.

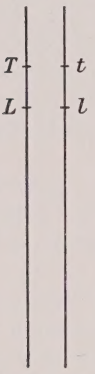


Abb. 123. *Plantago contorta*. Koppelung der letalen Faktoren mit den *typica*-Faktoren. (Nach Ikeno 1924.)

Eine durch Rückmutation aus *contorta* entstandene (heterozygotische = Tt) *typica*-Pflanze spaltete vegetativ auf und bildete sowohl eine *typica*- als auch eine *contorta*-Pflanze. Bei Selbstbefruchtung spaltet sich die *typica*-Pflanze in 28 % *typica* und 72 % *contorta* auf. Die *contorta*-Pflanze ergab 42,2 % *typica* und 57,8 % *contorta*. Die Nachkommen dieser verschiedenen Pflanzen spalten ausnahmslos zu *typica* und *contorta*. Im folgenden Jahre wurde nun die Eigentümlichkeit bemerkt, daß bei dieser Generation eine kleine Anzahl Pflanzen keine Spaltung erfahren hatte. Als Erklärung nimmt Ikeno zwei letale Faktoren L und l an, welche zusammen ein Allelomorphenpaar bilden und mit T bzw. t absolut verkoppelt sind. Auf Grund der Morganschen Chromosomenhypothese sind somit L und T auf einem Chromosom sehr nahe gelegen, während l und t sich an den korrespondierenden Punkten des dazu homologen befinden (s. Abb. 123). Unter dieser Annahme ist jede der zwei ursprünglichen Pflanzen trotz ihres äußeren Unterschiedes genotypisch ganz gleich und als TL . tl (oder tl . TL) zu deuten. Ihre Selbstbefruchtung gibt: ♀(TL + tl) × ♂ (TL + tl) = TL . TL + TL . tl + tl . TL + tl . tl. Die Zygoten der ersten und vierten Zusammensetzung (unterstrichen!) sterben ab, wegen der letalen Wirkung von L und l, da L bzw. l in doppelter Dosis vorhanden ist, während die zweite und die dritte am Leben bleiben, weil beide letale Faktoren in derselben Zygote vereinigt sind („balanced lethals“ im Sinne Müllers).

Die Faktoren L und l sind ferner imstande, in Zygoten, die alle vier Faktoren enthalten, die Dominanz von T über t hindern zu können, so daß dann die Zygote TL . tl (oder tl . TL) sich als *contorta* erweist, doch dringt diese Dominanzhemmung durch die letalen Faktoren nicht in allen Individuen durch, so daß sich die genotypisch gleich veranlagten Zygoten phänotypisch verschieden verhalten. Man bezeichnet dies als Dominanzwechsel.

Um also zusammenzufassen: Die durch vegetative Aufspaltung entstandene *typica*- und *contorta*-Pflanze sind beide als TL . tl oder tl . TL zu deuten. Die durch ihre Selbstbefruchtung produzierten TL . TL- und tl . tl-Nachkommen sind existenzunfähig, und die überlebenden TL . tl (oder tl . TL) zeigen wegen der durch L und l häufig ausgeübten hemmenden Wirkung der Dominanz von T über t die eigentümliche Erscheinung des Dominanzwechsels, so daß sie sich bald als *typica*, bald als *contorta* erweisen. Deshalb enthält die durch Selbstbefruchtung von TL . tl (oder tl . TL) produzierte Nachkommenschaft gewöhnlich beide, *typica* und *contorta*, im wechselnden Verhältnis, trotzdem sie genotypisch einheitlich ist.

Es fanden sich etwa 50 % taube Samen vor, was die Annahme der letalen Faktoren vollkommen bestätigt, da gemäß unserer Formel die Zygoten der ersten und vierten Zusammensetzung absterben müssen, während die der zweiten und dritten Zusammensetzung lebensfähig sind.

Es handelt sich also in diesem Falle um simultanes mutatives Auftreten der beiden Letalfaktoren L und l.

Die immer wieder beobachtete Tatsache, das *Oenothera* sich den Mendelregeln vielfach nicht einreiht, erklärt Shull (1923) dadurch, daß 1. letale Faktoren vorhanden sind, die eine erwartete Nachkommenschaft ausscheiden, und 2. mit einer Ausnahme alle bisher untersuchten erblichen Eigenschaften an das Chromosomenpaar gebunden sind, welches diese Letalfaktoren besitzt.

Es gibt zwei Arten Letalfaktoren, die einen für die Zygoten, die anderen für die Gameten. Der Letalfaktor der Zygote bewirkt den Tod der Zygote, der dieser fehlt. Daher gibt die Selbstbefruchtung der Heterozygote Ll in der Nachkommenschaft 25 % ll, und diese sterben ab (L kann als ein Vitalfaktor angesehen werden, dessen Fehlen letale Wirkung hat). Dies gibt verwirrende Ergebnisse bei der Untersuchung anderer Faktoren, die an dasselbe Chromosom mit dem Letalfaktor gebunden sind, denn bestimmte erwartete Formen werden mit den ll-Zygoten ausgeschieden. Der Fall wird noch weiter kompliziert durch die Existenz von „balanced lethals", die von Müller (1921) beschrieben wurden. *Oenothera Lamarckiana* hat zwei Sätze von Letalfaktoren beim gleichen Chromosomenpaar. Jeder dieser Letalfaktoren ist heterozygot mit dominierenden Gliedern bei den entgegengesetzten Chromosomen des Paares. Das eine Chromosom hat also die Letalfaktoren L_1 und l_2, das andere l_1 und L_2.

Bei Selbstbestäubung von *Oenothera Lamarckiana* würden wir z. B. folgende Schemata erhalten: 1. $L_1—l_2$, $L_1—l_2$: 2. $L_1—l_2$, l_1 L_2: $l_1—L_2$, $l_1 L_2$ ... Hiervon können sich nur die Pflanzen des mittleren Typs entwickeln, während die anderen durch ihre Letalfaktoren ausgemerzt werden. Dies stimmt mit der Tatsache überein, daß die Hälfte der Samen nicht keimt. Es ist klar, daß *Oenothera Lamarckiana* sich nach diesem heterozygotischen Schema weitervermehren muß. Der gleiche Vererbungsmodus muß natürlich auch für andere heterozygotische Faktoren zutreffen, die mit den Letalfaktoren im gleichen Chromosom verbunden sind. Wenn das Faktorenpaar Aa mit den Letalfaktoren verbunden ist, so bleibt bei Selbstbestäubung der Typus Aa erhalten, während AA mit der Zygote $A—l_1—L_2$, $A—l_1—L_2$ ausgemerzt wird und ebenfalls aa mit der $a—L_1—l_2$, $a—L_1—l_2$-Zygote. Gelegentliche Überkreuzung zwischen der Stellung A und den Letalfaktoren gestattet das Auftreten von aa bei sehr wenigen Pflanzen von der Konstitution $a—L_1—l_2$, $a—l_1—L_2$. Da diese aa-Pflanze einen neuen Phänotypus, der nur in sehr geringer Zahl unter der normalen Nachkommenschaft und infolge wirklicher Selbstbefruchtung auftritt, darstellt, ist es nicht überraschend, daß de Vries ursprünglich solche Formen als „Mutanten" ansah.

Wenn man sich vergegenwärtigt, daß mit einer Ausnahme alle untersuchten Erbeinheiten von *Oenothera Lamarckiana* mit diesen Letalfaktoren verbunden sind, und wenn man weiter bedenkt, daß einige der anderen *Oenothera*-Arten ebenso verschiedene Kombinationen von den gleichen Letalfaktoren besitzen, so kann man gut die verwickelten Ergebnisse, die man bei Selbstbestäubung erhalten hat, würdigen.

Weitere ungewöhnliche Zustände werden durch die Letalfaktoren der Gameten hervorgerufen, die gewisse Gruppen von Gameten töten oder funktionslos machen. Bei *Oenothera biennis* und *Oenothera suaveolens* besitzen die wilden Typen einen rezessiven Faktor S für schwefelgelb gefärbte Blüten, der eng mit einem Spermaletalfaktor ls verbunden ist, während der Partner dieses Chromosoms den korrespondierenden Dominanzfaktor S für gelbe Blütenfarbe verbunden mit einem Eiletalfaktor le besitzt. Wenn eine solche Pflanze Eizellen hervorbringt, so werden 50 %, die den gelben Farbfaktor S besitzen, in der Funktion durch den Eiletalfaktor, der mit S verbunden ist, gehindert, und die Spermakerne, die den gelben Farbfaktor s besitzen, werden in ihrer Funktion gehindert durch den damit verbundenen Spermaletalfaktor. Daher kommt es, daß die funktionierenden Eizellen nur den Faktor s und die funktionierenden Spermakerne nur den Faktor S besitzen. Bei Kreuzungen zwischen solch einer gelben Rasse und einer schwefelgelben Rasse gleicht daher die Nachkommenschaft stets den Pollen-Eltern, gleichviel wie die Kreuzung stattgefunden hat.

So lassen sich viele Verwirrungen beim *Oenothera*-Problem erklären, ob alle, muß abgewartet werden.

Diesen Angaben von Shull tritt Oehlkers (1924) entgegen: Als strikter Gegenbeweis kann die Kreuzung *Oenothera* (*suaveolens gelb* × *biennis sulf.* Hannover) = *5 albicans g . rubens g* (*sulfurea*) × *9 flavens G . rubens g* (*flava gelb*) gelten. Die spontane *Oenothera suaveolens*, bei der G mit einem Eizellensterilitätsfaktor gekoppelt sein soll, hat also *9 flavens G* Eizellen auf 14 und nur die übrigen 5 werden durch *albicans* repräsentiert. Genau so verhält es sich bei der *biennis*, nur ist hier das Konkurrenzverhältnis zuungunsten von *rubens*-Eizellen verschoben, bei Kreuzungen unter sich fallen aber *rubens . rubens* und *flavens . flavens* zygotisch-letal aus. Demnach sind Eizellenletalfaktoren nicht vorhanden, und es ist bisher auch nicht erwiesen, daß die Konkurrenz der Tetradenzellen um die Bildung des Embryosackes von bestimmten Faktoren abhängt. Ferner soll nach Shull der Faktor s mit einem Pollensterilitätsfaktor gekoppelt sein, was insofern stimmt, als *albicans* überhaupt nur in Form tauber Pollenkörner vorkommt. Niemand hat jedoch bis jetzt beobachten können, daß *albicans* nach Abspaltung des Letalfaktors im Pollen aktiv wird. Nachweisbar ist lediglich das seltene Übertreten des Faktors g von *albicans* an *flavens* oder *rubens*. Das *Drosophila*-Schema paßt daher nach Oehlkers in keiner Weise für diesen speziellen Fall.

Sehr wichtig sind auch die Ergebnisse von Kihara (1925), der durch Kreuzung von zwei pentaploiden Bastarden zwischen *Triticum polonicum* und *spelta*, die jedoch nur 40 Chromosomen besaßen und gleichzeitig je eine sterile Chromosomenkombination, fertile Nachkommen erzielte, woraus man schließen kann, daß bei den Eltern ein Verlust von nicht identischen Chromosomen eingetreten ist. Den 40 chromosomigen Pflanzen fehlt möglicherweise irgend ein Paar Chromosomen von dem doppelten Satze des Dinkels (42).

e) Gruppenmutationen auf chromosomaler Grundlage.

Nachdem Cleland (1922) ringförmige Chromosomengemini bei der Diakinese von *Oenothera franciscana*, und zwar fünf Einzelringe und einen aus vier Chromosomen bestehenden Ring, nachgewiesen hatte, so daß sich

die Größenverhältnisse der Chromosomen bestimmen ließen, gingen de Vries und Boedyn (1923, 1924) daran, auf Grund dieser Untersuchungen die Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* zu ordnen. Zuerst werden zwei Gruppen unterschieden, solche mit 14 Chromosomen und solche mit 15 Chromosomen. Die letztere Gruppe wird in 6 Untergruppen eingeteilt. Diese 6 Untergruppen mit 15 sowie die Gruppe mit 14 Chromosomen werden nun auf die 7 haploiden Chromosomen der *Oenothera Lamarckiana* bezogen. Das größte Chromosom wird als materielles Substrat der 14chromosomigen Mutanten angesehen; von den anderen 6 Chromosomen sollen die zwei größeren auf die *lata-* und *scintillans*-Gruppe, die 4 kleineren auf die *cana-*, *pallescens-*, *liquida-* und *spathulata*-Gruppe entfallen. Es wird nun angenommen, daß die ursprünglichen 15chromosomigen Mutanten jeweils das betreffende Gruppenchromosom als überzähliges besitzen und daß die übrigen zur Gruppe gehörigen Formen auf dem Wege des Crossing over entstanden sind. Das Vorhandensein eines letalen Faktors im Pollen der 15chromosomigen Mutanten ist die Ursache, daß ihre Eigenschaften durch den Blütenstaub nicht vererbt werden können. de Vries und Boedyn nehmen an, daß *Oenothera lata* und *scintillans* den beiden großen lateralen Chromosomen angehören, während die übrigen die 4 kleinen Chromosomen vergegenwärtigen. Während nun bei den typischen Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* 15 Chromosomen vorhanden sind, indem in einem Paare bei der Synapsis die übliche Vereinigung der beiden Fäden unterblieben ist, sind bei *Semigigas* in der einen Kernhälfte alle Chromosomen in dieser Weise verdoppelt, daher ist die Zahl $2 \times 7 + 7 = 21$. Nimmt man nun an, daß in jedem Chromosom sich die typische Mutation vollzogen hat, so müssen hier 7 typische Mutationen gleichzeitig vor sich gehen. Sät man die Samen von *Semigigas* aus, so läßt sich dies tatsächlich erkennen. Da bei der Reduktionsteilung von *Semigigas* die Chromosomen unregelmäßig verteilt werden, erhält man eine ziemlich große Anzahl Pflanzen mit 15 Chromosomen, die dann den verschiedenen oben genannten Typen entsprechen.

Einen weiteren Beitrag zur biologischen Analyse des Kerns bringen de Vries und Boedyn (1924). Sie fanden, daß die Nachkommenschaft von *Oenothera* (*lata* × *Lamarckiana*) *semigigas* × *velutina* eine außerordentliche Verschiedenheit zeigt, während der reziproke Bastard keine bemerkenswerte Variabilität erkennen läßt. Im ersteren Falle lassen sich sieben Typen unterscheiden, von denen sechs den Mutanten *lata*, *scintillans*, *cana*, *pallescens*, *liquida* und *spathulata* entsprechen, während der siebente einen neuen Typus darstellt (*Oe. mut. pulla*). Außer diesen Haupttypen ließen sich einzelne andere finden: einmal *oblonga*, zweimal *auricula*, einmal *caudicans* und zweimal *hamata*. Die eine Hälfte der Mutanten hatte 15 Chromosomen, die andere 16—20. Während die 15chromosomigen Pflanzen die entsprechenden Merkmale rein aufwiesen, hatten die 16- bis 20chromosomigen gemischte Merkmale, jedoch zeigte sich stets ein Typus vorherrschend. Bei den ersteren zeigten sich in der Hauptsache 7 verschiedene Typen, daher mußte jedesmal ein anderes Chromosom verdoppelt sein; der siebente Typus (*Oe. pulla*) muß daher durch Verdoppelung des zentralen Chromosoms entstanden sein, während die 6 anderen auf Verdoppelung der seitlichen Chromosomen zurückzuführen sind. Die abweichenden in geringer Zahl auftretenden Typen werden dadurch erklärt, daß *oblonga* und *auricula* ihre Faktoren im *scintillans*-Chromosom haben,

während *candicans* von *cana* und *hamata* wahrscheinlich von *spathulata* stammt.

Im Anschluß an die Letalfaktoren ist noch die Komplextheorie von Renner (1917, 1918) zu nennen. Kreuzt man nämlich *Oenothera Lamarckiana* mit bestimmten anderen Varietäten, so erhält man Zwillingsbastarde, die von de Vries *laeta* und *velutina* genannt wurden. Dies kommt nach Renner dadurch zustande, daß *Oenothera Lamarckiana*, und auch andere *Oenothera*-Arten, zwei verschiedene Arten von Keimzellen bildet, von denen die eine, genannt *velans*, die *velutina*-, die andere, genannt *gaudens*, die *laeta*-Merkmale vererbt. Homozygotisch ist keiner der beiden Komplexe von Erbanlagen lebensfähig. *Oenothera Lamarckiana* ist selbst komplex-heterozygotisch. Die Kombinationen *velans* × *velans* und *gaudens* × *gaudens* liefern taube Samen, und zwar 50 % der Nachkommen. Bei Kreuzung mit anderen Arten oder Varietäten spalten aber die beiden Komplexe heraus, und es entstehen die oben genannten Zwillingsbastarde. Die Renner sche Auffassung sieht also in *Oenothera Lamarckiana* einen permanenten Bastard. Diese Auffassung findet in den Untersuchungen von Håkansson (1925) über *Godetia* eine Stütze; dieser sieht die Ringbildungen der Chromosomen als Bastardcharakter an und erklärt aus dieser Ringbildung, bei der kein Austausch der Chromomeren stattfindet, die Vereinigung der Gene zu starren Komplexen.

Wir müssen uns hier die Frage vorlegen, ganz abgesehen wie wir uns zu Renners Komplextheorie stellen, ob die Anschauungen Renners sich mit unseren allgemeinen karyologischen Befunden vereinigen lassen. In dieser Form möchte ich die Frage bejahen. Wir haben gesehen, daß im befruchteten Ei die väterlichen und mütterlichen Chromosomen sehr häufig zwei Gruppen — Komplexe — bilden, und daß erst später eine mehr oder weniger ausgeprägte paarweise Anordnung der homologen Chromosomen zustande kommt.

Während nun nach den Mendelschen Regeln bei der Reduktionsteilung ein Austausch der beiderseitigen Chromosomen nach dem Zufall stattfinden soll, hätten wir bei der Komplexheterozygotie „Kernchimären" nach der Bezeichnung von Lotsy vor uns, deren Wesen eben darin besteht, daß während der Reduktionsteilung die von beiden Eltern eingeführten Chromosomen, wie sie eingebracht wurden, auch gemeinsam wieder auf die neuen Gameten zurückgegeben werden. Wir wissen ferner, daß z. B. bei Abkömmlingen eines einzigen Elternpaares (vgl. *Cardamine*) die Befruchtung nicht stattfindet, weil bei zu naher „Verwandtschaft" Hemmungsstoffe produziert werden. Wenn die Ausbildung solcher Hemmungsstoffe bei *gaudens* × *gaudens* oder *velans* × *velans* Komplexen nicht so stark ausgeprägt ist, daß sie die Befruchtung verhindern, so können wir uns doch vorstellen, daß diese Hemmungsstoffe im jungen Embryo zur Geltung kommen und sein Absterben veranlassen.

Allerdings scheint die Aufspaltung der „Komplexe" nicht völlig rein vor sich zu gehen, sondern gelegentlich einige Chromosomen ausgetauscht zu werden. Vielleicht liegen die Komplexe, wie Renner (1921) für möglich hält, überhaupt in einzelnen Chromosomen, wir hätten es dann mit absolut gekoppelten Genen zu tun. Lehmann (1920, 1922) ist der Anschauung, daß Renner von seiner ursprünglichen Theorie immer weiter abgekommen ist und gewissermaßen einen „strategischen Rückzug" angetreten habe.

Ich muß es mir versagen, näher an dieser Stelle auf den ganzen Fragenkomplex einzugehen, der sich mit den Beziehungen zwischen Vererbung und Chromosomenstruktur verknüpft. Wer sich auf diesen Gebieten forschend betätigen will, ist vor allem auf die *Oenothera*-Literatur angewiesen, die bereits in vorzüglichen Zusammenstellungen vorliegt.

Wenn wir einen geschichtlichen Rückblick auf die Erblichkeitsforschung, die ihren neuen großen Aufschwung den Mendelisten verdankt, werfen, so können wir heute bereits sagen, daß die Mendelforscher, die sich anfangs der Identifizierung der Anlagenspaltung mit den Kernteilungsvorgängen bei der Gametenbildung und Befruchtung widersetzten, sich ebenfalls auf den Boden der Chromosomenlehre gestellt haben, so daß heute die Mendelforscher und Zytologen keine getrennten Gruppen mehr bilden, sondern beide Arbeitsgebiete vereinigt sind. Ja, es dürfte nicht zu weit gegangen sein, wenn wir den Ausspruch tun: Vererbungsforschung und Mendelforschung ist letzten Endes Zytologie.

II. Hauptteil.

Die Gametophyten.

Der männliche Gametophyt der Gymnospermen.

Die Tapetenzellen.

Die Mikrosporangien der Gymnospermen sind homolog den Mikrosporangien der heterosporen Farne.

Die Tapetenzellen der Mikrosporangien der *Cycadales* sind nur sehr schwach entwickelt, bei der Reifung der Mikrosporen bildet die Epidermis die Faserschicht und dient als Öffnungsmechanismus (= Exothecium), während die Schichten zwischen der Epidermis und den Pollenkörnern desorganisieren.

Bei *Ginkgo* findet keine faserförmige Verdickung der Epidermiszellen statt, sondern die unter der Epidermis liegenden Zellschichten werden als Endothecium mit Verdickungsleisten ausgebildet. Sie stehen mit dem Gefäßbündelsystem in direkter Verbindung. Die Tapetenzellen degenerieren bald.

Bei den *Coniferen* sind die Epidermiszellen des Mikrosporangiums, sowie häufig auch die unter der Epidermis liegenden Zellen (z. B. *Pseudolarix* nach Jeffrey und Torrey 1916) mit Verdickungsleisten versehen; von den inneren Zellschichten der Pollensäcke findet man bei der Reife der Pollenkörner nur noch kollabierte Zellen. Genauere Angaben über die Entwicklung der Mikrosporangien der Coniferen liegen nicht vor; zur Reifezeit der Pollen ist die Wandung 3—5 Zellagen stark, die eine oder zwei innersten Schichten bilden ein wenig hervortretendes und kurzlebiges Tapetum.

Bei den *Gnetales* finden wir die Wand des Mikrosporangiums aus der Epidermis, einer darunter liegenden Zellschicht und den Tapetenzellen bestehend.

Die Tetradenteilung.

In den Sporangien der männlichen Blüten der Gymnospermen finden wir ein von der Sporangienwand umhülltes sporogenes Gewebe, dessen Zellen durch wiederholte Teilung die Sporenmutterzellen liefern.

Die Sporenmutterzellen durchlaufen die Stadien der Synapsis, Diakinese und Reduktionsteilung. Sie bilden mit Ausnahme der Cycadales und von *Taxus* zwischen den Tochterkernen keine Zellwand aus. Dann folgt die homöotypische Teilung und anschließend hieran werden die vier Tochterkerne bei den Ginkgoales, Coniferen und Gnetales durch simultane Vierteilung in vier einzelne Zellen abgetrennt, während die Cycadales noch den primitiveren sukzedanen Typus der Scheidewandbildung bewahrt haben. Der gleiche Typus wurde von Dupler (1917) auch für *Taxus canadensis* gefunden.

Es ist jedoch zu erwähnen, daß die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle bei den *Cycadales* anscheinend nach dem Furchungsschema erfolgt.

Durch die erfolgten allotypischen Teilungen ist die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert worden. Die vier zu einer Tetrade vereinigten Pollenkörner lösen sich jetzt voneinander und bilden die Exine aus.

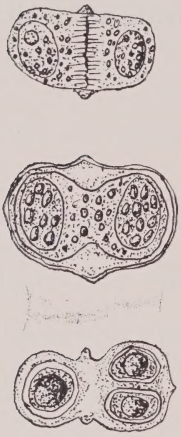
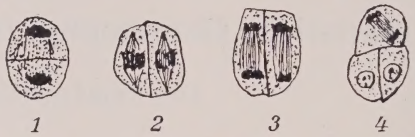
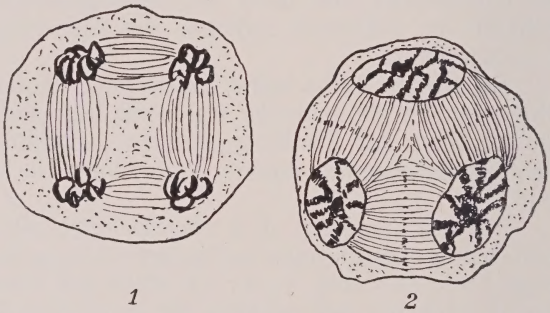


Abb. 124. *Zamia muricata.* Drei Stadien der Mikrosporenentwicklung. Die beiden oberen 596-, die untere 466mal vergrößert. (Nach Treub 1884.)



1 2 3 4

Abb. 125. *Taxus canadensis.* Mikrosporenbildung; sukzedane Zellwandbildung; 4 ungleichzeitige Teilungen in den Tochterzellen. Vergr. 570. (Nach Dupler 1917.)



1 2

Abb. 126. *Cunninghamia sinensis.* 1 Pollenmutterzelle mit der Telophase der homöotypischen Teilung. 2 simultane Bildung der Zellplatten zwischen den vier Tochterkernen. Vergr. 1330. (Nach Miyake 1910.)

Die Prothalliumbildung.

Im Pollenkorn erfolgen jetzt eine Anzahl von Teilungen, die wir bei *Ginkgo biloba* verfolgen wollen.

Solange die Temperaturen im Frühjahr nach begonnener Entfaltung der Knospen sich unter 10° halten oder 10° C nur unwesentlich überschreiten, bleiben die Pollenkörner von *Ginkgo biloba* einzellig. Sie nehmen trotzdem, aber langsam, an Größe zu und können sogar aus einem Stadium, in welchem sie zahlreiche große, mit Stärkekörnern dicht erfüllte Leukoplasten führen, in einen gleichmäßig feinkörnigen, fast stärkefreien Zustand übergehen. Sobald sich Temperaturen von erwünschter Höhe einstellen, folgen die Teilungen in den Pollenkörnern rasch aufeinander, und zwar nicht nur in den größeren, stärkefreien, sondern auch in den kleineren, noch stärkehaltigen Körnern. Die Innenzellen werden nacheinander der Rückenfläche des Pollenkorns angeschmiegt (s. Abb. 127; 1—9). Die erste abgetrennte flache Prothalliumzelle zeigt alsbald (s. Abb. 127; 2) ihre Desorganisation dadurch an, daß ihr Inhalt stark lichtbrechend wird; sie beginnt dann auch einzusinken. Meist erst dann, doch unter Umständen

auch schon früher (Abb. 127; 3) folgt der zweite Teilungsschritt, der ebenfalls eine flache Prothalliumzelle liefert (Abb. 127; 4). Ebenso auch ist die dritte Zelle gestaltet (Abb. 127; 5, 6, 7), die als spermatogene Zelle be-

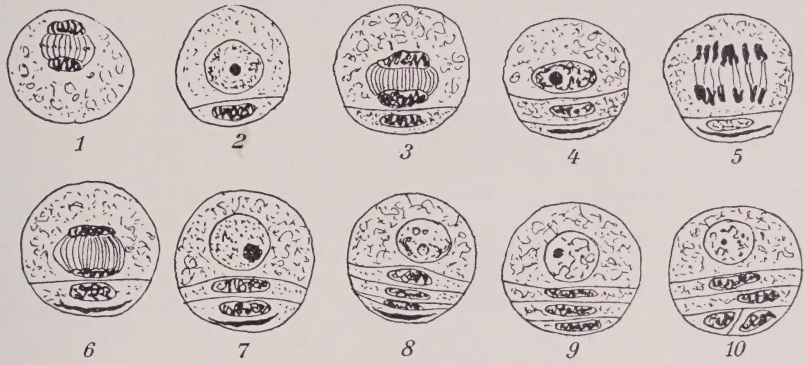


Abb. 127. *Ginkgo biloba.* Aufeinanderfolgende Teilungsstadien in den Pollenkörnern innerhalb des Pollenfaches. Fig. 10 zeigt den ungewöhnlichen Fall von drei erhaltengebliebenen Prothalliumzellen, wobei außerdem die erste eine quere Teilung erfuhr. Normal ist Fig. 7. in welcher der Pollenschlauchkern, die spermatogene Zelle und zwei Prothalliumzellen zu sehen sind. Vergr. 540. (Nach Strasburger 1892.)

zeichnet wird. Bei ihrer Anlage pflegt die erste Prothalliumzelle schon sehr abgeflacht zu sein, und im fertigen Pollenkern erscheint sie meist nur noch als eine kaum merkliche Verdickung an der Pollenhaut. Es kommt vor, daß beide Prothalliumzellen resorbiert und dann noch zwei bleibende Zellen angelegt werden (Abb. 127; 8). Ein solches Verhalten wird durch Eintritt der Teilungen in sehr jungen Pollenkörnern entschieden begünstigt. Auch finden sich gelegentlich Pollenkörner mit drei erhaltengebliebenen Zellen (Abb. 127; 9), denen oft deutlich eine erste resorbierte vorausgegangen war. Endlich wird in seltenen Fällen auch ein Pollenkorn gefunden, in dem alle drei Zellen erhalten geblieben sind, die erste außerdem noch eine Querteilung erfahren hat (Abb. 127; 10).

Die Anzahl der abgegebenen Prothalliumzellen

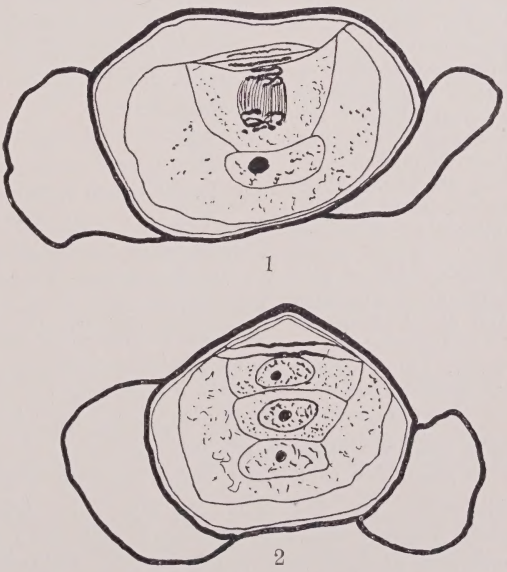


Abb. 128. *Pseudolarix Kaempferi.* 1 fast reifes Pollenkorn. Teilung der spermatogenen Zelle. 2 reifes Pollenkorn mit Pollenkern, Antheridiummutterzelle und Stielzelle, sowie zwei degenerierten Prothalliumzellen. Vergr. 1400. (Nach Miyake und Yasui 1911.)

ist bei den einzelnen Gruppen und Arten verschieden; so können z. B. nach Pollock (1906) im Pollenkorn von *Picea excelsa* ein bis drei Prothalliumzellen vorkommen, obgleich sich allerdings die letztere Zahl nur in 3,8 % fand. Die Anordnung der Prothalliumzellen konnte hier ebenfalls verschieden sein, denn in einzelnen Fällen lagen die Zellen statt voreinander hintereinander.

Die Antheridiumbildung.

Nachdem nun normalerweise bei der größeren Anzahl der Gymnospermen die dritte uhrglasförmige Zelle (= dritte Prothalliumzelle oder spermatogene Zelle) abgegeben ist, erfolgt die Übertragung des Pollenkorns auf die Mikropyle des weiblichen Gametophyten. Bald fängt der Pollenschlauch an zu keimen, der vegetative Pollenkern wandert in den Pollenschlauch hinein und es erfolgt die Teilung der spermatogenen Zelle in Stielzelle und Antheridiummutterzelle. Dann löst sich der Zellkörper der Stielzelle auf, hierdurch wird die Antheridiummutterzelle von ihrer Anheftung befreit und sie wandert ebenso, wie der Kern der Stielzelle, in den Pollenschlauch. Dort findet eine Teilung der Antheridiummutterzelle bzw. ihres Kerns statt und es entstehen so zwei Spermazellen bzw. Spermakerne.

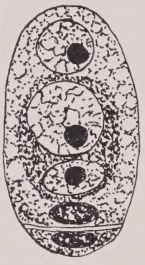


Abb. 129. *Ephedra trifurca*. Reifes Pollenkorn mit vegetativem Kern, Antheridiummutterzellkern und Stielkern, die beiden letzteren in gemeinsamer Zytoplasmamasse, die nicht durch eine Zellwand abgegrenzt wird, ferner der zweite Prothalliumkern und endlich die zuerst abgegebene erste Prothalliumzelle; diese ist die einzige deren Plasma durch eine Zellwand vom übrigen Teil des Pollenkorns abgegrenzt ist. Vergr. 1500. (Nach Land 1904.)

Die Stadien der Entwicklung in den Pollenkörnern zur Zeit der Bestäubung sind selbst bei nahe verwandten Arten verschieden.

Bei *Cycas*, *Zamia*, *Encephalartos* und *Dioon* besitzen die Pollenkörner in diesem Zustande eine Prothalliumzelle, eine spermatogene Zelle und den vegetativen Pollenkern.

Bei den *Taxodieae* und *Cupressineae* werden in der Regel keine Prothalliumzellen mehr gebildet.

Von Coker (1904) wurde festgestellt, daß die Pollenkörner von *Cupressus goveniana*, *C. macrocarpa*, *C. benthamiana*, *Taxus baccata*, sowie verschiedene Varietäten, ferner *Juniperus sphaerica*, *J. chinensis* vor der Bestäubung keine Teilungen zeigen, während bei *Chamaecyparis lawsoniana*, *Ch. sphaerica*, *Ch. chinensis*, *Ch. obtusa*, *Ch. fusifera*, *Callitris* spec., *Cryptomeria japonica* und Varietäten, sowie *Thuja orientalis* eine Teilung stattfindet.

Nach Dupler (1917) ist das reife Pollenkorn von *Taxus canadensis* einkernig. Bei der Keimung des Pollenschlauches bildet sich durch die erste Teilung die spermatogene Zelle und der Pollenschlauchkern, dann teilt sich die erstere in Stielzelle und Antheridiummutterzelle, darauf bildet die letztere zwei ungleiche Spermazellen. Die spermatogene Zelle ist im reifen Pollenkorn bereits ausgebildet bei *Pinus*, *Cephalotaxus*, *Podocarpus*, *Ginkgo*, *Thuja*, *Biota*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Cunninghamia* usw.

Eine Teilung der spermatogenen Zelle in Stielzelle und Antheridiummutterzelle hat bereits stattgefunden bei *Larix*, *Pseudolarix*, *Picea*, *Abies*,

Ephedra, *Gnetum* u. a. Hierbei ist jedoch zu bemerken, daß bei *Gnetum* überhaupt keine Stielzelle gebildet wird, sondern die spermatogene Zelle sich in die Antheridiummutterzelle verwandelt; infolgedessen könnte *Gnetum* ebensogut zur vorhergehenden Gruppe gerechnet werden.

Bei der Teilung der Antheridiummutterzelle ist die Spindelfigur häufig unsymmetrisch ausgebildet. Auch Übergänge von intra- zu extranuklear angelegten Spindeln kommen dabei gelegentlich vor. Man sieht dann deutlich eine „unipolare" Entstehung der Spindel außerhalb des Kerns, dabei kann gleichzeitig am entgegengesetzten Ende das Auftreten intranuklear angelegter Spindelfasern beobachtet werden. Bei den Coniferen tritt häufig eine Degeneration der einen Spermazelle ein.

a b c

Abb. 130. *Pinus Strobus*. a der generative Kern in früher Prophase; die Spindel unipolar angelegt. b die Chromosomen haben sich differenziert und sind von einer Seite mit der Spindel in Berührung getreten. An der gegenüberliegenden Seite ist die Kernwand noch intakt. c trotz dauernd intakter Kernwand haben sich intranuklear hier mehrere Spindelpole angelegt. Vergr. 850. (Nach Ferguson.)

Während z. B. bei den *Cupressineae* zwei völlig gleiche Spermazellen ausgebildet werden, von denen jede imstande ist, die Befruchtung zu vollziehen, finden wir bei den *Taxaceae* meistens nur eine normal entwickelte Spermazelle, die zweite ist wesentlich kleiner und verkümmert vor der Befruchtung.

Für den männlichen Gametophyten der *Taxaceae* ergibt sich aus den Arbeiten Cokers (1907) über *Cephalotaxus Fortunei* und Lawsons (1907) über *C. drupacea*, daß bereits bei einer Art dieser Gattung (*C. Fortunei*) eine deutliche Größendifferenz innerhalb der beiden Spermazellen nachweisbar ist, die bei *Torreya* fortgesetzt und den Untersuchungen Belajeffs (1893) und Duplers (1917) zufolge bei *Taxus* ihren Höhepunkt erreicht. Die dem Pollenschlauchende zunächst gelegene Spermazelle übertrifft ihre Schwesterzelle regelmäßig an Größe und dient

allein zur Befruchtung. Im Gegensatz hierzu zeigt nach Lawson *C. drupacea* noch den ursprünglichen Zustand, nämlich zwei vollkommen gleich große und gleich gestaltete Spermakerne, von denen jeder funktionsfähig ist. Im männlichen Gametophyten erweist sich demnach *C. drupacea* als ursprünglichster Typus.

Bei den Abietineen (*Pinus*, *Picea*, *Abies*) werden keine zwei Spermazellen mehr gebildet, sondern in der Antheridiummutterzelle entstehen

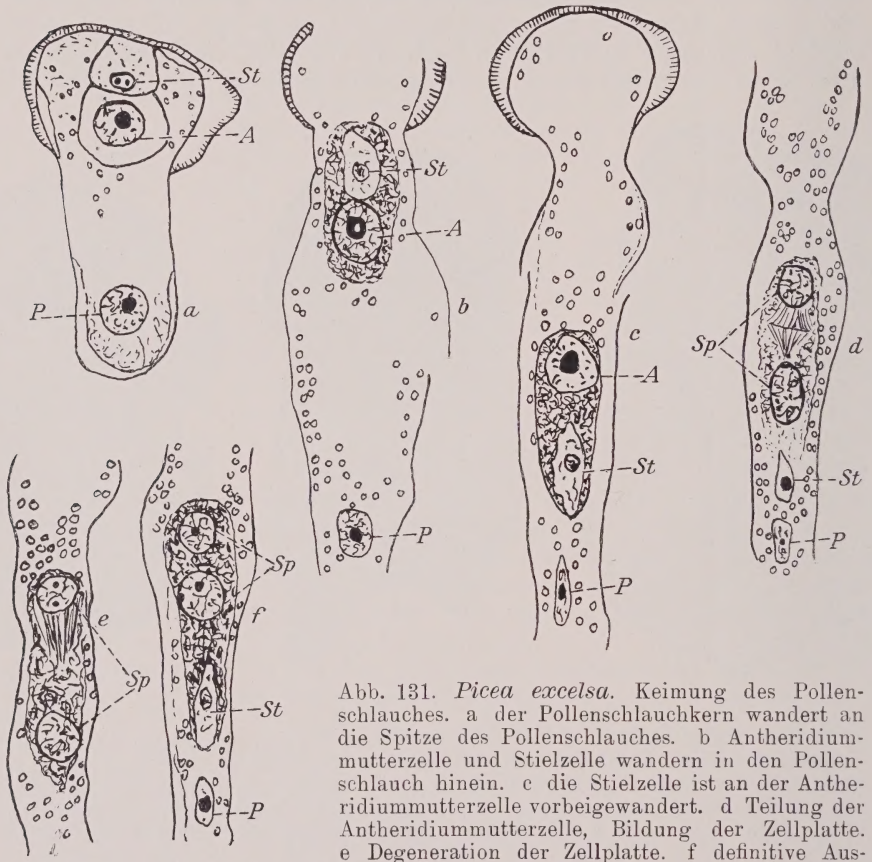
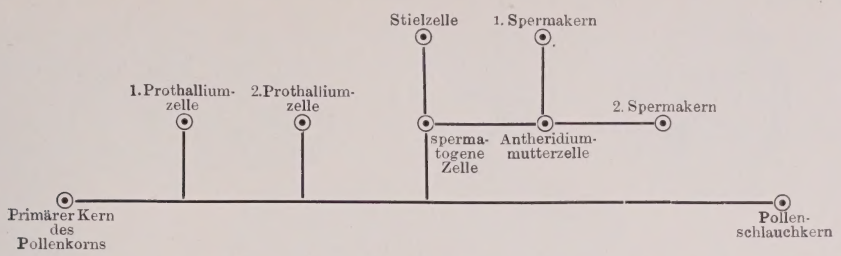


Abb. 131. *Picea excelsa*. Keimung des Pollenschlauches. a der Pollenschlauchkern wandert an die Spitze des Pollenschlauches. b Antheridiummutterzelle und Stielzelle wandern in den Pollenschlauch hinein. c die Stielzelle ist an der Antheridiummutterzelle vorbeigewandert. d Teilung der Antheridiummutterzelle, Bildung der Zellplatte. e Degeneration der Zellplatte. f definitive Ausgestaltung der Kerne im Pollenschlauch. Vergr. 250. (Nach Miyake 1903.)

durch die Teilung des Kernes zwei Spermakerne in gemeinsamer Plasmamasse; die bei der Teilung der Antheridiummutterzelle angelegte Zellwand verschwindet wieder. Die Spermakerne sind oft ungleich groß, dann ist der vorangehende große allein fruchtbar.

Auch die *Gnetales* bilden nur noch zwei Spermakerne, die, obgleich sie von ungleicher Größe sind, beide als Spermakerne fungieren können. Bei den *Gnetales* wird keine Stielzelle mehr gebildet, sondern die spermatogene Zelle wird direkt zur Antheridiummutterzelle, d. h. ihr Kern teilt sich und bildet zwei Spermakerne.

Es läßt sich demnach folgendes Schema für die Entwicklung der Zellen im Pollenkorn der Gymnospermen aufstellen:



In die Aufstellung ist bereits mitaufgenommen die Teilung des Kerns der Antheridiummutterzelle in zwei Spermakerne. Da die Bezeichnungen für die einzelnen Zellen in der älteren Literatur anders gehalten sind, seien hier einige Synonyma aufgeführt, zugleich mit den gebräuchlichen englischen Bezeichnungen.

Spermatogene Zelle = dritte Prothalliumzelle (manchmal auch die zweite, z. B. bei den *Cycadales*), generative cell.

Antheridiummutterzelle = Körperzelle, body cell, central cell.

Stielzelle = stalk cell, sterile Schwesterzelle der Antheridiummutterzelle, Dislokatorzelle.

Vegetativer Pollenkern = Pollenschlauchkern, tube- oder vegetative nucleus.

Spermazellen = generative Zellen.

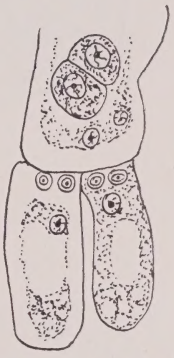


Abb. 132. *Juniperus communis*. Der Pollenschlauch mit zwei gleichgroßen generativen Zellen über den beiden Archegonien, die durch ihn befruchtet werden. Im Pollenschlauch außerdem der Kern der Stielzelle und der vegetative Kern des Pollenschlauches. In den Archegonien außer dem Eikern die beiden Halszellen. (Nach Belajeff 1893.)

Unter den Cycadaceen zeichnet sich nach Caldwell (1907) *Microcycas calocoma* durch die primitivste Spermatogenese aus. Jeder Pollenschlauch enthält eine größere Anzahl von Antheridiummutterzellen, meistens jedoch acht, so daß bei deren Zweiteilung sechzehn bis zwanzig Spermatozoiden entstehen.

Hutchinson (1915) fand bei *Picea canadensis* fünf verschiedene Typen der Ausbildung des Pollenkorns. Der erste, jedenfalls der Haupttypus, bildet zwei degenerierende (Prothallium)zellen aus und ferner Stielzelle, Antheridiummutterzelle und Pollenschlauchkern. Der zweite Typus zeigt eine Verkürzung des Entwicklungsganges, indem er nur eine degenerierende Zelle, der dritte sogar keine solche, sondern nur Stiel- und Antheridiummutterzelle aufweist. Für einen vierten Typus wird die Entstehung von zwei Antheridialzellen angegeben, während beim fünften Typus die primäre Pollenkornzelle zunächst in zwei gleiche Schwesterzellen geteilt wird, von denen jede eine Antheridialgruppe erzeugt, so daß also die sich nach diesem Typus entwickelnden Pollenkörner zu biantheridialen Gametophyten werden.

Die Feststellung dieser verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten bei derselben Pflanze führt Hutchinson zu einer anderen Deutung der ersten drei Teilungsschritte im Pollenkorn der Gymnospermen. Er nimmt an, daß durch dieselben von der primären Pollenkornzelle ein bis drei potentielle Antheridialzellen abgeteilt werden, von denen sich aber in der Regel nur eine in Antheridiummutterzelle und sterile Schwesterzelle teilt, während die anderen, bisher als Prothalliumzellen aufgefaßten, vergänglich bleiben oder sogar nicht mehr angelegt werden.

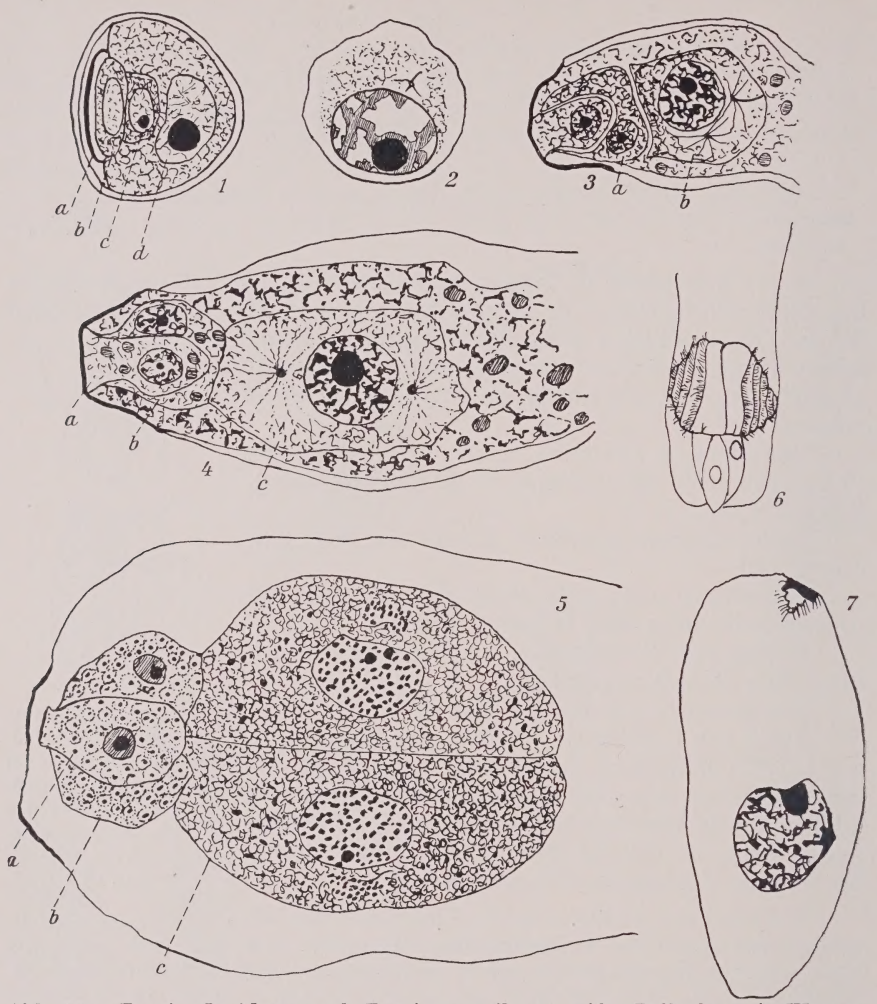


Abb. 133. *Zamia floridana* und *Zamia pumila*. 1 reifes Pollenkorn in Wasser. a degenerierte Prothalliumzelle, b Prothalliumzelle, c spermatogene Zelle, d vegetativer Pollenkern. Vergr. 1200. 2 Schnitt durch die spermatogene Zelle, deren Kern sich in früher Prophase befindet. Im Zytoplasma ist eins von den beiden Körperchen zu sehen, die gelegentlich sich finden und frühe Stadien der Blepharoplasten zu sein scheinen. Vergr. 1200. 3 Pollenschlauch in späterem Entwicklungsstadium. Die spermatogene Zelle hat sich geteilt und auf diese Weise die Stielzelle (a) und die Antheridiummutterzelle (b) gebildet. In der letzteren sind bereits die Blepharoplasten sichtbar. Vergr. 600. 4 Vergrößerung der Antheridiummutterzelle. a Prothalliumzelle, b Stielzelle, c Antheridiummutterzelle mit ausgebildeten Blepharoplasten. Vergr. 600. 5 Pollenschlauch nach der Teilung der Antheridiummutterzelle. a Prothalliumzelle, b Stielzelle, c die beiden generativen Zellen. Die Blepharoplasten sind in Körnchen zerfallen, die im Begriffe sind, das Zilienband zu bilden. Die Prothalliumzelle und die Stielzelle sind mit Stärke gefüllt. Vergr. 300. 6 Pollenschlauch mit den beiden Spermatozoiden. 7 Eizelle unmittelbar nach der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne. Das abgestreifte Zilienband des befruchtenden Spermatozoids liegt frei oben im Zytoplasma der Eizelle. Vergr. 25.

Nach der Bestäubung beginnt die Keimung des Pollenschlauches auf dem Nuzellusscheitel. Jetzt, oder kurz vorher, teilt sich auch die spermatogene Zelle bei

denjenigen Arten, bei denen diese Teilung im reifen Pollenkorn noch nicht erfolgt war. Dann löst sich die Stielzelle ab, wodurch die Antheridiummutterzelle frei wird.

Zuerst wandert der Pollenkern in den Pollenschlauch ein, dann folgt die Antheridiummutterzelle und endlich die Stielzelle. Schon nach kurzer Zeit wandert die Stielzelle an der Antheridiummutterzelle vorbei und überholt diese.

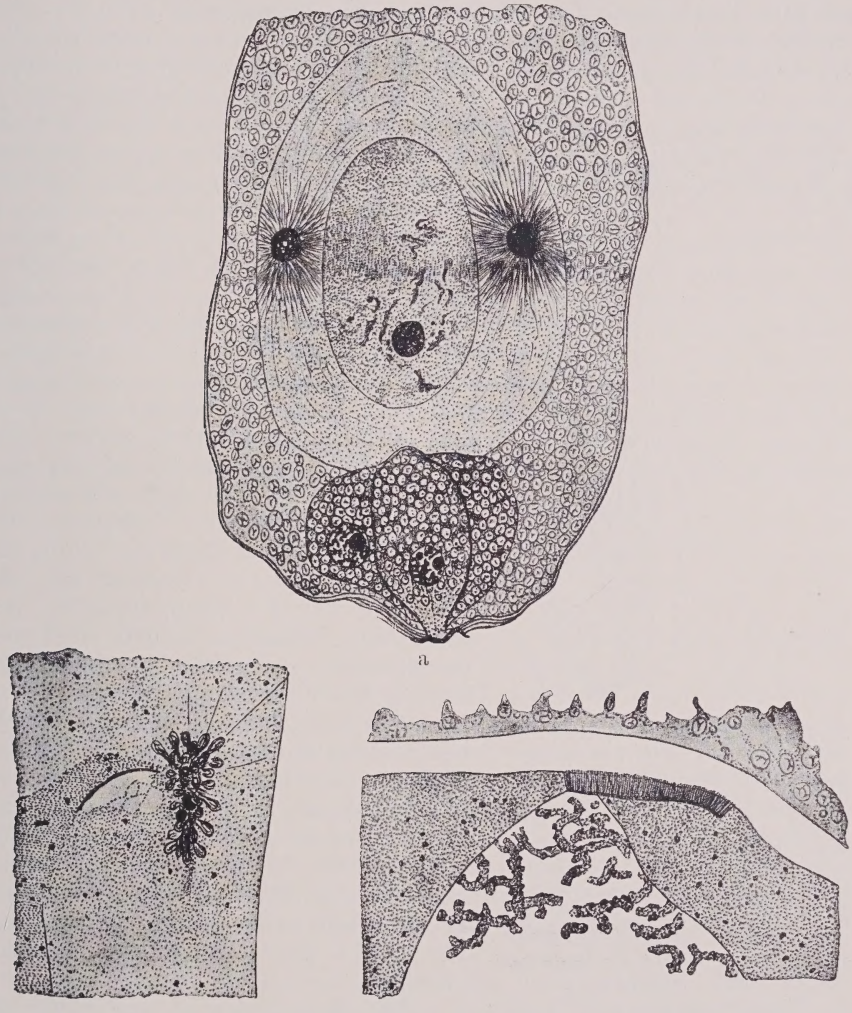


Abb. 134. *Dioon edule.* a Ende des Pollenschlauchs mit der Antheridiummutterzelle. Neben dem noch ungeteilten Kern befinden sich links und rechts zwei riesige Blepharoplasten. Vergr. 237. b der Blepharoplast ist in einen Haufen von kleinen Körnchen zerfallen. Beginn des Auswachsens zum „Spiralband". Vergr. 1890. c das „Spiralband" mit den jungen Zilien beginnt mit dem Kernende in räumliche Beziehung zu treten. Vergr. 945. (Nach Chamberlain.)

Darauf folgt die Teilung der Antheridiummutterzelle in zwei Spermazellen.

In vielen Fällen kommt es nicht mehr zu einer Ausbildung von zwei getrennten Spermazellen, sondern die angelegte Zellwand wird wieder resorbiert, so daß eine einzige Zelle mit zwei Spermakernen gebildet wird (siehe Abb. 131, e und f).

Bei den Cycadales und den Ginkgoales werden an Stelle von Spermazellen bei der Teilung der Antheridiummutterzelle Spermatozoiden gebildet. Das reife Pollenkorn von *Zamia floridana* und *Z. pumila* besitzt nach Webber (1897, 1901) eine degenerierte Prothalliumzelle, eine erhaltene Prothalliumzelle, die spermatogene Zelle und den Pollenkern. Die peripher gelegene Prothalliumzelle stülpt sich in die spermatogene Zelle ein. Die letztere zeigt gelegentlich bereits vor ihrer Teilung zwei Körperchen, die als erste Anlage von Blepharoplasten, hierunter versteht man zentrosomenähnliche Gebilde, die als Ausgangspunkt der Zilienbildung dienen, gedeutet werden können. Nach der Teilung der spermatogenen Zelle treten in der Antheridiummutterzelle die Blepharoplasten auf. Zuerst sind diese Gebilde sehr klein, ohne unterscheidbare Granula oder differenzierte Zentralorgane. Dann wachsen sie heran und es bildet sich eine abschließende Membran um den vakuolisierten Inhalt. Gleichzeitig bilden sich auch die Kinoplasmastrahlungen weiter aus. Bei der nun erfolgenden Teilung der Antheridiummutterzelle nimmt der Kern eine synapsisartige Gestalt an. Die Kernspindel entwickelt sich vollkommen intranuklear; sie hat keine Verbindung mit den Blepharoplasten. Wenn die Teilung bis zur Äquatorialplatte vorgeschritten ist, verändern sich die Blepharoplasten, ihr Inhalt zieht sich zusammen und verschwindet allmählich, während die äußere Membran in zahlreiche Körnchen zerfällt. Die Kinoplasmastrahlungen verschwinden völlig. Aus den durch Zerfall der Blepharoplasten entstandenen Körnchen bildet sich das Zilienband. Dieses bildet zuerst eine Windung um das betreffende Spermatozoid, endlich bildet es fünf bis sechs Windungen. Schon in sehr frühem Stadium kann man an der nach außen gelegenen Seite des Bandes die Entwicklung der Zilien beobachten.

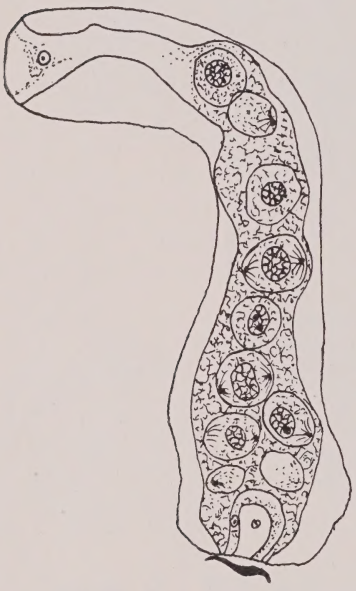


Abb. 135. *Microcycas calocoma.* Pollenschlauch mit 10 Antheridiummutterzellen, aus denen durch Teilung 20 Spermatozoiden entstehen. In einigen Zellen sind die Blepharoplasten sichtbar. Im oberen Teil des Pollenschlauchs befindet sich der kleine vegetative Kern des Pollenschlauches. An der Basis sind die Stielzelle und die in sie vorgewölbte Prothalliumzelle sichtbar. (Nach Caldwell 1907.)

Die Blepharoplasten sind nicht als Zentrosomen anzusehen, da sie kein kinetisches Zentrum bei der Spindelbildung darstellen, nur in einer Zelle der haploiden Generation vorkommen und eine ganz andere Funktion als die typischen Zentrosomen haben.

Bei *Microcycas calocoma* finden wir insofern den primitivsten Typus vor, als dort in jedem Pollenschlauch bis zu zehn Antheridiummutterzellen gebildet werden, aus deren Zweiteilung dann bis zu zwanzig Spermatozoiden entstehen.

In gleicher Weise verläuft die Bildung der Spermatozoiden bei *Cycas* (Ikeno 1897).

Die Spermatozoiden bewegen sich in erster Linie durch die Wimperbewegung ihrer Zilien, jedoch beobachtete Chamberlain (1909) auch eine starke amöboide Bewegung des Zytoplasmas, was auf selbständiges Bewegungsvermögen der Spermatozoiden in der Eizelle hindeutet.

Im Pollenkorn von *Dioon edule* beobachtete Chamberlain (1909, 1910, 1911) nur eine bleibende Prothalliumzelle. Die Blepharoplasten sollen als feste kleine Körper in Mehrzahl auftreten und sich nur aus dem Kern herleiten können. Nach weiterer Größenzunahme lassen zwei davon deutlichen Einfluß auf das umgebende Plasma erkennen; sie vakuolisieren alsdann und aus ihren Bruchstücken und Körnern werden fünf bis sechs Windungen des von links nach rechts umlaufenden Zilienbandes gebildet. Die Spermatozoiden sind größer als diejenigen von *Cycas* aber kleiner als die von *Zamia*.

Das reife Pollenkorn von *Ginkgo* besteht nach Hirase (1897) und Webber (1897) aus zwei bis drei Prothalliumzellen, der spermatogenen Zelle und dem vegetativen Pollenkern. Nach der Keimung des Pollenschlauches teilt sich die spermatogene Zelle in Stielzelle und Antheridiummutterzelle. Letztere bildet die beiden Spermatozoiden. Von der Bestäubung bis zur Spermatozoidbildung vergehen nach Miyake (1902) etwas über vier Monate. Die Spermatozoiden besitzen ein Spiralband, das nach Hirase (1896) und Bessey (1901) drei Windungen um das Spermatozoid bildet, während Miyake (1902) feststellte, daß nur zweieinhalb Windungen vorhanden sind.

Der Pollenschlauch.

Der Pollenschlauch ist das charakteristische Kennzeichen der „Phanerogamen", die man daher als *Siphonogamen* bezeichnet.

Die Funktion des Pollenschlauches ist jedoch bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* anders als bei den *Coniferen*, *Gnetales* und den Angiospermen. Bei der ersteren Gruppe dringt der Pollenschlauch wie eine Wurzel in das Nuzellargewebe ein und bildet dort vielfache Verzweigungen, während sich die Kerne im entgegengesetzten Ende befinden, er ist also rein als Haustorium ausgebildet. Bei der zweiten Gruppe besteht die Funktion des Pollenschlauches darin, die Kerne zur Eizelle zu transportieren. Der Pollenschlauch entwickelt sich an der morphologischen Basis der Mikrospore. Die Kerne befinden sich bei dieser Gruppe im vorderen wachsenden Teile des Pollenschlauches.

Bei *Araucaria brasiliensis* bildet der Pollenschlauch nach Burlingame (1915) zahlreiche kleine seitliche Verzweigungen, die als Haustorien funktionieren. Er verbindet auf diese Weise die Merkmale des *Cycadeen-* und *Coniferen*-Pollenschlauches. Burlingame ist der Ansicht, daß es sich hier um eine sehr primitive Bildung handele. Es wurden auch blepharoplastenähnliche Bildungen bei der Befruchtung beobachtet.

Während also der Pollenschlauch bei den *Coniferen* als Neuerwerbung den Transport der Kerne übernimmt, hat er seine Eigenschaft als Haustorium noch nicht eingebüßt; dies sieht man aus seinem Verhalten beim Durchbrechen der Nuzelluskappe. Er löst die Zellen seiner Umgebung auf und führt unzweifelhaft die dadurch freiwerdenden Nahrungsstoffe

seinen eigenen Kernen usw. zu. Er wächst also nicht zwischen den Zellen hindurch, sondern schafft sich seinen Weg durch Zerstörung der Zellen des Nuzellus.

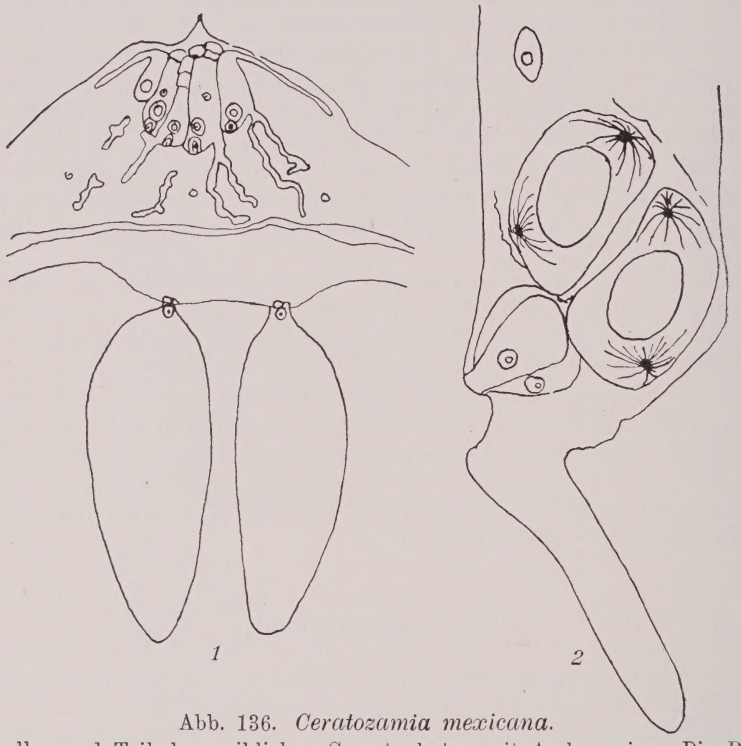


Abb. 136. *Ceratozamia mexicana.*
1 Nuzellus und Teil des weiblichen Gametophyten mit Archegonien. Die Pollenschläuche haben Haustorien in den Nuzellus gesandt. Zwischen Nuzellus und Gametophyt die Archegonienkammer. Vergr. 14. 2 Pollenschlauch im Begriff, vier Spermatozoiden zu bilden, nach unten einen unverzweigten Haustorienarm aussendend. Vergr. 130. (Nach Chamberlain 1912.)

Die Entwicklungstendenzen.

Bei den *Coniferen* finden wir ein sehr verschiedenartiges Verhalten der Spermazellen. Die *Taxaceen* besitzen zwei ungleich große Spermazellen von denen die kleinere vor der Befruchtung degeneriert. Unter den *Pinaceen* haben die *Araucarieae* zwei ungleich große Spermakerne, Zellen werden nicht mehr ausgebildet, von denen der kleinere degeneriert. Das gleiche Verhalten trifft für die *Abieteae* zu. Die *Taxodieae* haben zwei gleich große Spermazellen, die beide fruchtbar sind, desgleichen die *Cupresseae.*

Unter den *Gnetales* sind anscheinend die beiden Spermakerne bei den *Ephedroideae* von gleicher Größe, doch werden für *Ephedra distachya* und *Tumboa* ungleich große Spermakerne angegeben, bei den *Gnetoideae* sind die Spermakerne gleich groß.

Bei den *Gnetales* tritt endlich noch eine bemerkenswerte Progression bei der Teilung der Antheridiummutterzelle auf. Während bei den anderen Gymnospermen die Teilung der Antheridiummutterzelle erst nach der

Keimung des Pollenschlauches stattfindet, tritt bei den Ephedroideae die Teilung der Antheridiummutterzelle zwar erst nach der Bestäubung, aber vor der Entwicklung des Pollenschlauches ein, ein Verhalten, welchem wir bei manchen Angiospermen begegnen werden, und welches unstreitig einen Übergang bildet zu der Dreikernigkeit der Pollenkörner vieler Familien der Angiospermen.

Von wesentlicher systematischer Bedeutung ist ferner die sekundäre Vermehrung der männlichen Prothalliumzellen, die wir bei manchen *Coniferen* finden. Ein solches Verhalten tritt auf unter den *Taxaceen* bei den Unterfamilien der *Podocarpoideen* und *Phyllocladoideen*, unter den *Pinaceen* bei den *Araucarieen*. Nach den Untersuchungen von Lopriore (1905) bei *Araucaria Bidwillii* bleiben nach der Teilung des primären Pollenkerns die Tochterkerne nur kurze Zeit in Ruhe; der wandständige liegt in einem spindelförmigen Plasmabelag und ist von dem inneren durch eine deutliche Scheidewand getrennt. Nach der ersten Teilung können zwei Fälle eintreten: Entweder teilt sich nur der innere oder mit diesem auch der wandständige Kern. Im ersteren Falle legt sich einer der Teilkerne über den wandständigen Kern in Form einer konkaven Linse, während der andere Teilkern kugelige Gestalt annimmt und in den Ruhezustand übergeht. Im zweiten Fall treten fast gleichzeitig die zwei Kerne in Teilung ein, und zwar derart, daß die beiden Spindeln der Teilungsfiguren senkrecht zueinander stehen. Von den vier so entstandenen Kernen liegen die beiden zentralen kalottenförmig übereinander, während die beiden andern sich unter ihnen nebeneinander der Wand anlegen. Von den zentralen Kernen teilt sich gewöhnlich der mittlere nochmals in paralleler Richtung zu der vorigen Teilungswand, während der andere in den Ruhezustand übergeht und kugelige Gestalt annimmt. Die zwei wandständigen Kerne teilen sich nun mit zur Außenwand des Pollenkorns senkrechten Spindeln, und so geht die Teilung der daraus entstandenen Kerne bzw. Zellen oder der vorhergehenden fort, bis etwa die Anzahl von fünfzehn erreicht ist. Später pflegen anstatt zweier drei Kerne in Teilung zu treten, so daß die zuerst fast vorwiegend ungerade Zahl bald eine gerade, bald eine ungerade ist. Die zuerst entstandene Pyramide von übereinanderliegenden Zellen verliert allmählich ihre Regelmäßigkeit, indem die zuletzt entstandenen Kerne nach einer peripherischen Lagerung streben und durch ihre von der Mitte nach der Wand graduell zunehmende Aufnahmefähigkeit für Gentianaviolett ihre sukzessiv erfolgte Teilung erkennen lassen. Die Zellen behalten ihre Membran solange, bis etwa fünfzehn Kerne vorhanden sind, dann verschwinden die Zellwände und es sind nur die Kerne isoliert im Plasma zu sehen. Der eine der beiden zentralen Kerne wird später mit einer Hülle von Stärkekörnern umsäumt, wahrscheinlich ist dies der Antheridiummutterzellkern.

Abb. 137. *Ephedra trifurca.* Pollenkorn nach der Bestäubung kurz vor der Bildung des Pollenschlauches. Der Kern der Antheridiummutterzelle teilt sich, um die zwei Spermakerne zu bilden. Von oben nach unten: vegetativer Pollenkern, Antheridiummutterzelle, Stielzelle, zwei Prothalliumkerne. Vergr. 500. (Nach Land 1904.)

Die zahlreichen freien Kerne verlieren während der Keimung des Pollenschlauches ihre grobe undurchsichtige Struktur und lassen zahlreiche Chromatinkörner gut erkennen, der Nukleolus verschwindet. Die Zahl der Kerne im gekeimten Pollenkorn beträgt 20, 36 oder 44. Nach Thomson

(1907) soll eine Teilung des Antheridiummutterzellkerns im Pollenschlauch nicht mehr stattfinden. Nach den Beobachtungen von Burlingame (1913) an *Araucaria brasiliensis* teilt sich die generative Zelle in Antheri-

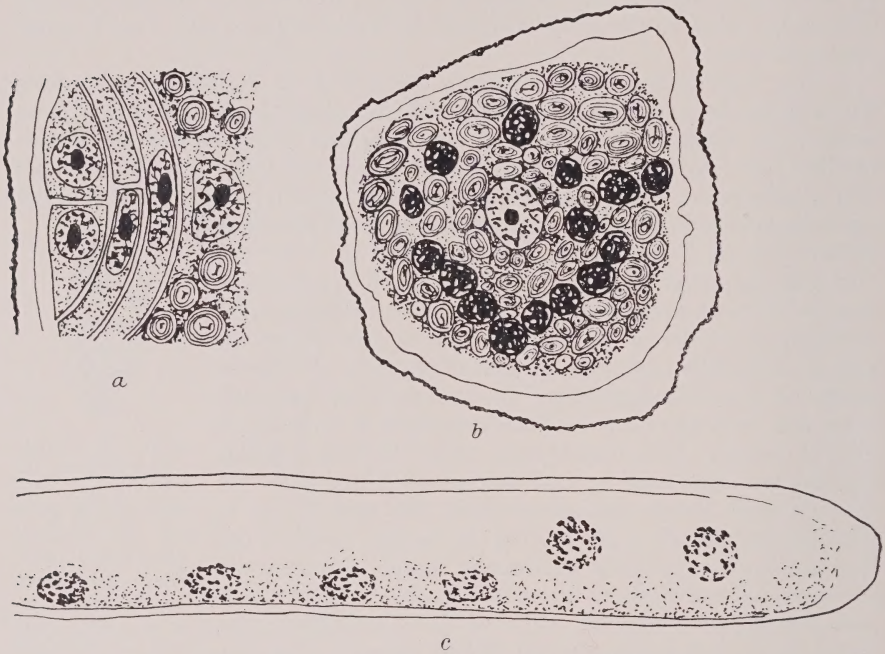


Abb. 138. *Araucaria Bidwillii* Hook. a Querschnitt durch das männliche Prothallium, rechts der Pollenschlauchkern, davor die spermatogene Zelle, b Querschnitt durch ein fertiges mit Stärke vollgepfropftes Pollenkorn. Ein „Vegetativkern" liegt in der Mitte, von einer Stärkehülle umsäumt. Die umliegenden Kerne zeigen eine grobe undurchsichtige Struktur. Vergr. 1000. c Spitze eines Pollenschlauches mit zwei terminalen runden „Vegetativkernen" und vier in gleichem Abstand liegenden Spermakernen. Vergr. 350. (Wahrscheinlich sind jedoch die beiden vorderen Kerne Pollenschlauchkern und der übriggebliebene Spermakern und die andern freigewordene Prothalliumkerne.) (Nach Lopriore 1905.)

diummutterzelle und Stielzelle, welche mit den Prothalliumkernen frei im Zytoplasma des Pollenkorns liegen. In diesem Zustand wird der Pollen verstäubt und bleibt auf der Samenanlage ungefähr ein Jahr, dann sendet

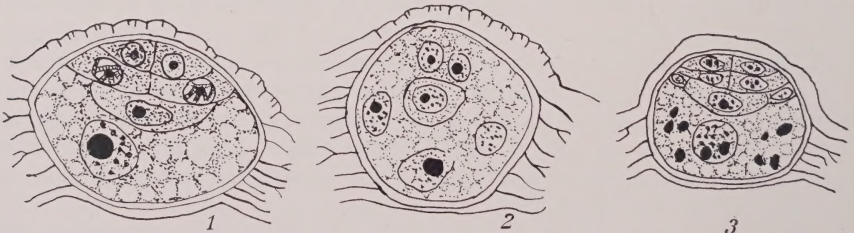


Abb. 139. *Podocarpus.* 1 *P. polystachya.* Antikline Teilungen in den beiden Prothalliumzellen des Pollens. 2 *P. polystachya.* Die Prothalliumkerne sind frei im Zytoplasma des Pollenkorns. 3 *P. ferruginea.* Antikline Teilungen der spermatogenen Zelle. Vergr. 925. (Nach Jeffrey und Chrysler 1907.)

er einen langen Pollenschlauch mit zwei ungleichen Spermakernen aus. Bei *Phyllocladus* und *Podocarpus* treten in den Pollenschlauch die nackten Prothalliumkerne und der vegetative Kern des Pollenschlauches sowie die Antheridiummutterzelle, die ihren Zellkörper behalten hat, ein. Die Antheridiummutterzelle ist von einer dichteren Hülle umgeben und liefert zwei ungleiche Spermakerne, von denen der eine degeneriert. Dies Verhalten trifft ohne Zweifel auch für *Araucaria* zu.

Bei *Cupressus goveniana* finden sich nach Juel (1904) in jedem Pollenschlauch vier bis zwanzig Spermazellen. Diese entstehen dadurch, daß sich die Teilungsprodukte der Antheridiummutterzelle im Pollenschlauch weiter teilen. Juel möchte in dem Verhalten dieser *Cupressus*-Art eine Annäherung an ältere Typen *(Microcycas!)*, denen zahlreiche Spermazellen zukommen, erblicken, doch dürfte es sich nach Strasburger (1908) um einen abgeleiteten Vorgang handeln.

Ein ganz homologes Verhalten findet sich gelegentlich bei *Ceratozamia mexicana*. Chamberlain (1912) beobachtete hier bisweilen vier Spermatozoiden in einem Pollenschlauch. Auch bei den Angiospermen werden in mehreren Fällen die Spermakerne im Pollenschlauch nachträglich durch Teilung vermehrt.

Als Abnormität ist noch zu erwähnen, daß bei verschiedenen Arten beobachtet wurde, daß das Pollenkorn sich verdoppelt, d. h. es werden zwei männliche Prothallien usw. ausgebildet. Ein derartiges Vorkommen wurde z. B. von Doyle (1916) bei *Larix leptolepis* beschrieben. Dasselbe Verhalten wurde bereits von Hutchinson (1915) bei *Picea canadensis* und *Abies balsamea* beschrieben und von Pollock (1906) für *Picea excelsa*.

Fassen wir nun die hauptsächlichsten Entwicklungstendenzen der männlichen Gametophyten der Gymnospermen zusammen, so finden wir folgendes:

Als primitiver Typus der Pollentetradenbildung tritt uns bei den *Cycadales* und *Taxus* die sukzedane Zellwandbildung entgegen, während die anderen Gymnospermen simultane Vierteilung zeigen.

Die Zahl der Prothalliumzellen geht in einzelnen Abteilungen zurück; so finden wir normalerweise zwei, bei den *Cycadales* nur eine und bei den *Taxodieen* und *Cupressineen* gar keine. Bei anderen Gruppen finden wir eine sekundäre Vermehrung der Prothalliumzellen.

Die Antheridiummutterzellen, deren Zahl bei *Microcycas* bis zu zehn beträgt, ist auf eine zurückgegangen.

Der Pollenschlauch funktioniert bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* als Haustorium, bei den *Coniferen* und *Gnetales* vor allem als Transportmittel für die Kerne.

Bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* haben wir zwei Spermatozoiden (bei *Microcycas* bis zu 20), bei den *Coniferen* und *Gnetales* nur Spermazellen bzw. Spermakerne. Es zeigt sich bei diesen letzteren Gruppen die Tendenz, sowohl die Individualität der Spermazellen aufzugeben, als auch von beiden Spermazellen bzw. Spermakernen nur einen funktionstüchtig zu erhalten.

Bei *Gnetum* finden wir im reifen Pollenkorn außer dem Pollenschlauchkern eine Stielzelle und die Antheridiummutterzelle. Die Stielzelle wandert aber nicht mehr in den Pollenschlauch hinein, sondern bleibt im Pollenkorn zurück, wo sie bald degeneriert.

Bei *Tumboa* wird keine Stielzelle gebildet, sondern die spermatogene Zelle fungiert direkt als Antheridiummutterzelle; diese wird durch Teilung ihres Kerns zweikernig. Hierin haben also die Gnetales Ähnlichkeit mit den Angiospermen, bei denen auch keine Stielzelle ausgebildet wird.

Endlich finden wir bei *Ephedra* bereits die Teilung der Antheridiummutterzelle vor der Keimung des Pollenschlauches, ein Vorgang, der bei den Angiospermen noch viel ausgeprägter vorkommt und eine wesentliche Progression darstellt.

Fassen wir die Hauptpunkte noch einmal kurz zusammen:

Primitives Verhalten zeigt sich in Erhaltung zahlreicher Spermatozoiden, in Erhaltung von zwei Spermazellen, mehrerer ♂ Prothalliumzellen

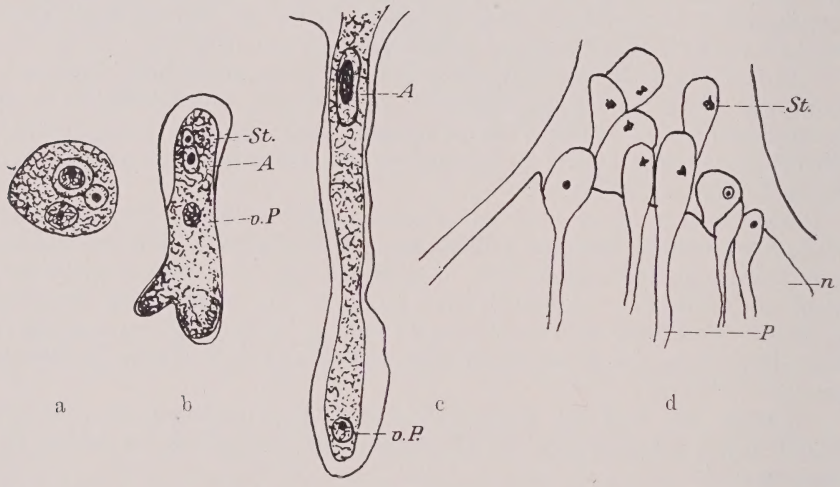


Abb. 140. *Gnetum.* a Pollenkorn von *Gn. gnemon* mit veg. Pollenkern, Antheridiummutterzelle und Stielzelle. Vergr. 1200. b Pollenschlauch von *Gn.* sp. 33. Vergr. 530. c Pollenschlauch von *Gn.* sp. 33, Antheridiummutterzelle und veg. Pollenkern. Vergr. 550. d *Gn.* sp. 33 Spitze des Nuzellus mit gekeimten Pollen. Im Pollenkorn ist die Stielzelle zurückgeblieben. Vergr. 300. (Nach Thompson 1916.)

und im Vorhandensein zellularer Bildungen, z. B. der sukzedanen Tetradenbildung der Pollenkörner, der Bildung von Spermatozoiden, Spermazellen.

Progressionen können als Reduktionserscheinungen auftreten, z. B. Reduktion der Anzahl der ♂ Prothalliumzellen, der Spermatozoiden, der Spermazellen, ferner der Umwandlung zellularer Bildungen in nukleare, z. B. bei der Pollentetradenbildung, der Spermazellen usw., oder sie können als Komplikationen auftreten, z. B. nachträgliche Vermehrung von Prothalliumzellen oder Spermakernen.

Wir können aber fast stets feststellen, daß bei jeder einzelnen Art Progressionen und primitive Kennzeichen in der verschiedensten Weise nebeneinander vorkommen, und zwar nicht nur entweder in der Haploidgeneration oder in der Diploidgeneration, sondern ganz durcheinander, so daß wir z. B. beim ♂ Gametophyten gleichzeitig sehr primitive Kennzeichen vereint mit bemerkenswerten Progressionen antreffen können. Hierdurch wird natürlich die Erkenntnis der Phylogenie erschwert, und

man muß sich auch anderseits hüten, wenn bei phylogenetisch höherstehenden Arten oder Familien primitive Kennzeichen beibehalten sind, diese nicht als solche zu werten, sondern als Wiederneubildungen anzusprechen, um sie als Progressionen deuten zu können.

Der weibliche Gametophyt der Gymnospermen.

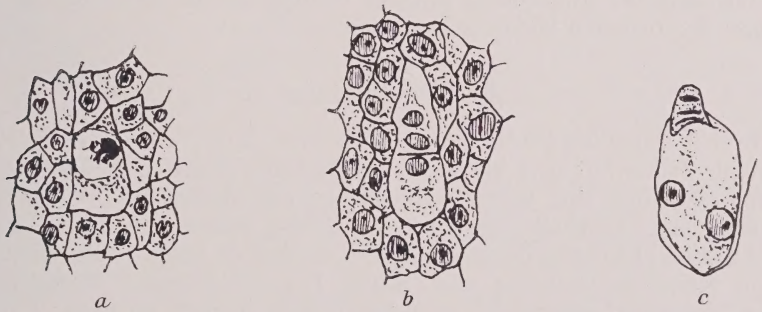
Das Archespor.

In jedem Makrosporophyll der Gymnospermen befinden sich in der Regel zwei Makrosporangien.

Die Makrosporangien oder Samenanlagen bestehen aus dem Nuzellus und den Integumenten. Zwischen den Integumenträndern bleibt über dem Nuzellusscheitel die Mikropyle als offener Kanal erhalten. Im Nuzellus ist ein sporogenes Gewebe nachweisbar; von diesem werden zahlreiche Zellen zu steril bleibendem Gewebe des Sporangiums. Meistens behält nur eine einzige Zelle ihre Keimzellennatur und wird zur Makrosporenmutterzelle.

Die Tetradenteilung.

Die meist nur in Einzahl im sporogenen Gewebe liegende Makrosporenmutterzelle teilt sich durch die heterotypische und die ihr folgende homöotypische Teilung zweimal nacheinander und bildet dann eine aus



a *b* *c*

Abb. 141. *Bowenia spectabilis.* a Makrosporenmutterzelle im Synapsisstadium. b Drei Makrosporenkerne, die beiden oberen sind nicht durch eine Zellwand getrennt. c Embryosack mit zwei freien Kernen, darüber die degenerierenden Kerne der andern Makrosporen. Vergr. 150. (Nach Kershaw 1912.)

vier Zellen bestehende Zellenreihe. Nur die innerste der so entstandenen vier Makrosporen entwickelt sich weiter und verdrängt ihre Schwesterzellen und nach und nach den ganzen sporogenen Zellkomplex.

Es kommen auch Fälle vor, in denen zuerst nur die vier Kerne der Makrosporentetrade gebildet werden, ebenso kann z. B. nach der ersten Teilung keine Zellwand gebildet werden, bei der zweiten, der homöotypischen, Teilung können dann aber Zellwände auftreten. Dies ist z. B. nach Lawson (1910) der Fall bei *Sciadopitys verticillata*. Es entsteht infolgedessen eine axiale Reihe von drei Zellen, von denen die mittelste zweikernig ist. Zweifellos stellt dieser Typus einen Übergang zwischen den beiden vorgenannten dar und bestärkt gleichzeitig die Anschauung,

daß auch bei den Mikrosporen die sukzedane Zellwandbildung der phylogenetisch ältere Typus ist.

Bei *Ephedra helvetica* werden nach Sigrianski (1913) alle vier Makrosporenkerne zum Aufbau des Prothalliums benutzt; es werden also keine vier Makrosporen mehr erzeugt. Dieser Typus findet sich auch bei vielen Angiospermen und wird dort „Liliumtypus" genannt. Bemerkenswert ist noch, daß bei *Ephedra* zwischen allen vier Makrosporenkernen Phragmoplasten auftraten, wie bei der simultanen Teilung der Pollenmutterzelle, ohne daß es indessen zu einer Wandbildung kommt.

Bei sehr vielen Arten werden nur drei Makrosporen gebildet, weil sich die äußere der durch die Reduktionsteilung entstandenen Tochterzellen nicht mehr teilt, z. B. bei *Bowenia spectabilis* (Kershaw 1912), *Cunninghamia sinensis* (Miyake 1910), *Larix europaea* (Strasburger 1879), während Juel (1900) für *Larix sibirica* vier Makrosporen angibt. Nach Ferguson (1904) variiert die Anzahl der Makrosporen bei den verschiedenen Arten von *Pinus* zwischen drei und vier, doch gibt es auch bei derselben Art Abweichungen, wenn auch eine bestimmte Tendenz vorherrscht.

Nach Chodat (1906) finden sich bei *Ginkgo* häufig zwei Makrosporenmutterzellen, die durch eine Längsreihe von Zellen getrennt sind, es bilden sich drei Makrosporen aus der Makrospore, von denen sich gewöhnlich die innerste weiterentwickeln soll. Nach Sprecher (1906 und 1907) und Carothers (1907) werden jedoch meistens vier Makrosporen erzeugt. Diese ordnen sich entweder in einer Längsreihe an oder aber sie zeigen eine tetraedrische Anordnung. Hieraus dürfte sich die Angabe, daß sich nur drei Makrosporen bilden sollen, erklären.

Das Prothallium.

In den Zellen des Prothalliums beobachtete Sprecher (1906, 1907) mehrfach Zellen mit drei bis vier Kernen und Amitosen, wahrscheinlich dürften die Bilder aber Kernverschmelzungen darstellen.

Im jungen Prothalliumgewebe von *Ginkgo* finden sich nach Carothers (1907) häufig mehrkernige Zellen, die jedoch später, wahrscheinlich infolge Kernverschmelzung oder durch Degeneration der überzähligen Kerne einkernig werden. Der Gametophyt besitzt reichlich Chlorophyll und bildet wahrscheinlich auf Grund eigener Assimilationstätigkeit Stärke.

Von Strasburger (1904) und Coker (1904) wurde auch bei *Taxus* das gelegentliche Vorkommen von zwei Prothallien in einer Samenanlage beobachtet. Farmer (1892) gibt für *Pinus silvestris* das gelegentliche Vorkommen von zwei Prothallien in einer Samenanlage an.

Während Miyake (1910) bei *Cunninghamia* nur die Bildung eines einzigen Prothalliums beobachtete, fand Arnoldi (1900) manchmal bis zu fünf von verschiedener Größe in einer Samenanlage.

Bei *Taxodium* fand Coker (1903) einmal die Bildung von zwei Prothallien in einer Samenanlage.

Bei *Podocarpus* wurden von Coker (1902) einmal zwei Prothallienanlagen in einer Samenanlage gefunden, von denen aber keine ein Archegonium ausgebildet hatte; dagegen fanden sich in dem einen drei bis vier Tracheiden.

Bei *Sequoia sempervirens* werden nach Arnoldi (1899) und Lawson (1904) bis zu acht Prothallien in jeder Samenanlage angelegt. Lawson zählte vier bis sechs Makrosporenmutterzellen, doch bilden sich nur acht bis zwölf Makrosporen, da nur eine der Tochterzellen die zweite Teilung vollführt. Alle Makrosporen beginnen zu keimen, aber nur zwei bis drei setzen die Entwicklung nach der ersten Kernteilung fort. Eine von ihnen entwickelt sich schneller als die anderen. In diesem Prothallium bilden sich Zellwände aus, während in den anderen, die sich nicht weiter entwickeln, keine Zellwände gebildet werden. *Sequoia* unterscheidet sich also in dieser Hinsicht wesentlich von den übrigen *Coniferen*, bei denen in der Regel nur ein Prothallium angelegt wird.

Die zur Entwicklung gelangende Makrospore vergrößert sich und ihr Zellkern teilt sich wiederholt, und zwar finden die Kernteilungen stets gleichzeitig statt; das Plasma bildet in der vergrößerten Makrospore einen dünnen Wandbelag, in dem die Kerne gleichmäßig verteilt sind. Zellwände werden jedoch vorerst zwischen den Kernen nicht ausgebildet. Man nennt dieses Stadium das „vielkernige Prothallium". Ebenso bezeichnet man das Prothallium (fälschlich Endosperm) als Embryosack, so daß also hier ein vielkerniger Embryosack vorliegt.

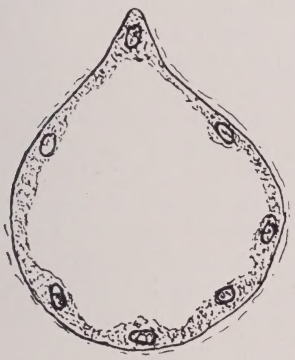


Abb. 142. *Torreya taxifolia.* Embryosack im freien Kernstadium; der eine Kern liegt in der schnabelförmigen Verlängerung des Embryosackes, wo sich die Makrosporenmutterzelle bilden wird. Vergr. 185. (Nach Coulter und Land 1905.)

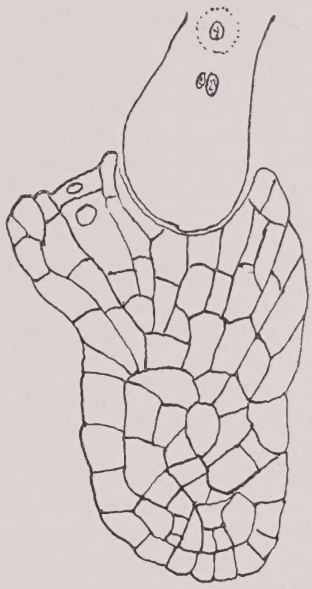


Abb. 143. *Torreya taxifolia.* Pollenschlauch in Berührung mit dem zellig gewordenen Endosperm. Ein Archegonium liegt links vom Pollenschlauch. Vergr. 255. (Nach Coulter und Land 1905.)

Nach Carothers (1907) bilden sich bei *Ginkgo* die ersten Kerne im protoplasmatischen Wandbelag durch simultane Kernteilung, später schreitet jedoch die Kernteilung unabhängig voneinander fort.

Später bilden sich zwischen den Kernen Zytoplasmastrahlungen aus und das Zytoplasma wird durch Zellwände in einzelne Zellen geteilt, von denen jede einen Kern zugewiesen erhält. Es entsteht auf diese Weise das vielzellige Prothallium.

Die Zellen an der Peripherie dieses Prothalliums sind nach innen zu langgestreckt, fast das gesamte Zytoplasma liegt jedoch an der Außenwand; in diesem Zytoplasma befindet sich auch der Zellkern.

Nach Coulter und Land (1905) beginnt die Prothalliumbildung bei *Torreya taxifolia* mit der Bildung von freien Kernen, die im wandständigen Zytoplasma gleichmäßig verteilt sind. Ist die Zahl von sechszehn bis zweiunddreißig freien Kernen erreicht, so bildet das Prothallium eine Spitze, in welcher ein Kern liegt, der wahrscheinlich zur Archegoniuminitiale wird. Die Bildung der Zellwände im Prothallium beginnt erst, wenn 256 freie Kerne vorhanden sind.

Bei *Araucaria brasilianis* werden nach Burlingame (1914) zuerst etwa 2000 freie Kerne im Prothallium gebildet, dann beginnt die Zellwandbildung am Scheitel, schreitet am Rande fort und geht dann zentripetal bis zur Mitte und bis zur völligen Ausfüllung des Embryosackes mit Prothalliumgewebe. Die äußeren Zellen sind einkernig, in der Mitte treten vielfach mehrkernige Zellen auf.

Land (1904) gibt für *Ephedra helvetica* die Bildung von 256 freien Kernen im Prothallium an, ehe Wandbildung erfolgt.

Die Ausbildung des Prothalliums zeigt bei den *Gnetales* eine wesentliche Reduktion. Während wir bei *Ephedra* und *Welwitschia* noch ein ausgebildetes Prothallium vorfinden, bildet *Gnetum* kein Prothalliumgewebe mehr aus, sondern der Embryosack ist mit zahlreichen Kernen gefüllt, die alle als Eikerne funktionieren können, obwohl hier schon eine Gruppe von „antipodial" gelegenen Kernen einen mehr vegetativen Charakter zeigt und dadurch Ähnlichkeit mit den Angiospermen aufweist. Es liegen durchaus keine Anzeichen dafür vor, daß diese „antipodiale" Gruppe von Kernen rückgebildete Eikerne sind, sondern im Gegenteil die Eikerne von Gnemon sind Progressionen aus vegetativen Kernen. Wir werden deshalb auch die Antipoden der Angiospermen nicht als umgewandelte Archegonien bzw. Eizellen ansehen, sondern als vegetativ gebliebene Kerne des Prothalliums.

Während bei *Gnetum verrucosum*, *ovalifolium* und *Rumphianum* nach Karsten (1892, 1893) die recht zahlreichen jungen Embryosäcke schließlich bis auf einen einzigen verdrängt werden, bleiben bei *Gn. Gnemon* und *Gn. funiculare* häufig zwei oder drei Embryosäcke, die in gleicher Weise befruchtungsfähig sind, erhalten.

Gelegentlich können im protoplasmatischen Wandbelag des Prothalliums auch unregelmäßige Kernteilungen mit Karyomerenbildung und Kernfusionen vorkommen, wie sie z. B. von Juel (1904) für *Cupressus Goveniana* beschrieben werden.

In vielen Fällen ist das junge Prothallium von einer oder mehreren Lagen von Tapetenzellen umgeben. So beschreibt Miyake (1910) für *Cunninghamia* ein derartiges Tapetum, das auch schon von Arnoldi (1900) beobachtet war. Für *Taxodium* wurde ein gleiches von Coker (1903) festgestellt, während es nach Lawson (1904) bei *Cryptomeria* fehlt. Die Herkunft dieser Tapetenschicht wird von den verschiedenen Autoren verschieden gedeutet. Lang (1900) bezeichnet ein ähnliches Gewebe bei *Stangeria* als sporogene Zellen. Thomson (1905) ist der Ansicht, daß bei allen Gymnospermen, deren Makrosporenmembran zum Normaltypus gehört, das Tapetum vom sporogenen Gewebe stammt. Auch Norén (1907) schließt sich dieser Ansicht für *Juniperus* an. Anderseits hält Coker

(1903) das Tapetum bei *Taxodium* für eine Bildung aus dem die Makrosporenmutterzelle umgebenden Nuzellusgewebe; eine Ansicht, der sich Ferguson (1904) für *Pinus* und Miyake (1910) für *Cunninghamia* anschließen.

Die Untersuchungen von Stopes und Fujii (1906) über die Physiologie der Deckschicht in ihrer Beziehung zur Ernährung der Archegonien erstrecken sich auf ein ziemlich großes Artenmaterial fast sämtlicher *Cycadeen*-Gattungen, *Ginkgo* und *Pinus*. Die Hauptergebnisse sind folgende: Die Deckschichtzellen sind Drüsenzellen, deren Hauptfunktion darin besteht, die Reservestoffe des Prothalliums löslich und für die in Entwicklung begriffenen Eizellen verwertbar zu machen. Bei den höheren Gymnospermen sind die Deckschichtzellen weniger differenziert als bei den *Cycadeen* und *Ginkgo*, weil erstere im Prothallium in der Nähe der wachsenden Eizelle weniger feste Baustoffe aufspeichern, die Deckschichtzellen infolgedessen weniger zu verarbeiten haben, als dort.

Zwischen Eizelle und Deckschichtzellen besteht keine offene Kommunikation, so daß die von früheren Autoren (z. B. Ikeno 1898) angenommene Kernwanderung ebenso gänzlich ausgeschlossen ist, wie Wanderung von Stärke oder Proteinkörnchen. Die einzige Verbindung zwischen Eizelle und Deckschichtzellen wird durch Plasmodesmen gebildet. Dem Tapetum wird die Funktion zugeschrieben, das zugeführte Nährmaterial in besonderer für die Eizellen brauchbarer Form zu verarbeiten.

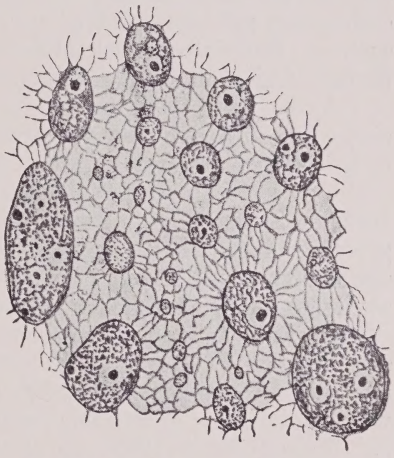


Abb. 144. *Cupressus Goveniana.* Partie vom Wandbelag eines sich abnorm entwickelten Embryosacks. Die Kerne sind von ungewöhnlich verschiedener Größe. Vergr. 530. (Nach Juel 1904.)

Daß die Tapetenzellen der *Cycadeen* und von *Ginkgo* höher ausgebildet sind als die der *Coniferen*, hängt wohl damit zusammen, daß bei letzteren weniger Nahrungsstoffe um das Ei angehäuft werden, so daß auch weniger zu verarbeiten sind. Dafür besitzen die *Coniferen* dann umgekehrt ausgeprägtere Eiweißvakuolen im Ei selbst.

Eine besondere Stellung dürften die Deckschichtzellen von *Ephedra distachya* einnehmen. Porsch (1907) glaubt, daß sie früh in der Entwicklung zurückbleibende Archegonanlagen darstellen, welche in den Dienst der fertilen Schwesterarchegonien treten. Die Deckschichtzellen stimmen, abgesehen von ihrer geringeren Größe, in den zytologischen Merkmalen mit den fertilen Archegonien vollkommen überein. Von den gewöhnlichen Deckschichtzellen der übrigen Gymnospermen unterscheiden sie sich durch ihre relative Größe, die häufige Zwei- bis Dreizahl ihrer Kerne und ihre auffallende Übereinstimmung mit den fertilen Archegonien. Auch die Deckschichtzellen sind befähigt, in ihrem Innern Proembryonen zu bilden. Die Deckschichtzellen vermehren sich zuerst durch Mitose, später werden sie durch Amitose zweikernig (?). Die Wand der Eizelle löst sich auf und läßt die Kerne der Deckschichtzellen eintreten, die in der Eizelle verschmelzen

und sich zu Proembryonen entwickeln (?). Ferner werden Proembryonen von den Deckschichtzellen gebildet, die sich in das Archegonium verlängern, sowie von Zellen, die nicht an das Archegonium grenzen. Im letzteren Falle beobachtet man Auswanderung und Verschmelzung der benachbarten Deckschichtzellen. Ähnliche Verhältnisse sollen nach Jaccard (1894) bei *E. helvetica* vorkommen und würden anzeigen, daß ähnlich wie bei *Tumboa* ein großer Teil der Zellen an der Spitze des Prothalliums zur Befruchtung und Embryobildung tauglich wird. Land (1907) glaubt allerdings, daß die Angaben von Berridge und Sanday, daß sich die Kerne der Deckschichtzellen amitotisch teilten, ferner das Auswandern der Kerne und die paarweise Verschmelzung zur Embryobildung, sowie endlich die Behauptung, daß von verlängerten Deckschichtzellen Proembryonen gebildet würden, auf die fehlerhafte Beschaffenheit des untersuchten Materials zurückzuführen sei. Er selbst fand in gequetschten Samenanlagen ähnliche Erscheinungen.

Arnoldi (1900), Coker (1903), Lawson (1904) u. A. bestätigen eine von Strasburger (1880) gemachte Feststellung, nämlich daß in jeder jungen Prothalliumzelle viele Kerne vorhanden sind.

Ferguson (1904) beobachtete indessen bei *Pinus* keine vielkernigen Zellen. Miyake fand in jungen Prothallien von *Cunninghamia* ebenfalls keine vielkernigen Zellen, jedoch schienen in älteren Stadien gewöhnlich zwei Kerne in jeder Zelle vorhanden zu sein, doch waren zweifellos die meisten Zellen einkernig.

Für die Teilungen der Kerne des Prothalliums wurde früher verschiedentlich (Sokolowa 1890, Norén 1907) amitotische Teilung angegeben; von neueren Beobachtern (Coker 1903, Miyake 1910) wurde jedoch nur mitotische Teilung beobachtet.

Thomson (1905) stellte Untersuchungen über die Makrosporenmembran der Gymnospermen an. Die Dicke und Struktur der Membran wird von ihm als phylogenetisches Kennzeichen angesehen. Die Wandung ist dick und gut entwickelt bei den *Cycadales*, während sie bei den *Gnetales* viel dünner ist.

Die Archegonien.

Einige der in der Richtung der Mikropyle liegenden langgestreckten Zellen des zelligen Prothalliums, die man als Archegoniuminitialen bezeichnet, vergrößern sich besonders, und ihr Kern tritt in eine Teilung ein. Auf diese Weise wird nach außen hin eine kleine Zelle abgegeben, die als erste primäre Halszelle bezeichnet wird. Durch weitere Teilungen dieser Halszelle entsteht ein Kranz von Zellen, der eine oder mehrere Etagen hoch sein kann.

Bei sämtlichen untersuchten *Cycadeen* und *Ginkgo* finden sich konstant nur zwei Halszellen. Die Zweizahl der Halszellen scheint somit ein ursprüngliches Verhalten darzustellen.

Nach Coker (1903) kann die Anzahl der Halszellen bei *Taxodium* von zwei bis zu sechzehn und mehr variieren. Bei *Sequoia* finden sich nach Arnoldi (1899) und Lawson (1904) normalerweise zwei und manchmal vier. Bei *Cryptomeria* fand Lawson (1904) eine einzige Reihe von vier Zellen und nur in einem Falle acht Zellen. Bei *Tsuga* schwankt die Zahl der Halszellen nach Land (1902) von zwei bis sechs und bei *Libocedrus* nach Lawson (1907) von vier bis sechs, bei *Podocarpus* nach Coker

(1902) von zwei bis fünfundzwanzig, bei *Torreya* von vier bis sechs (Robertson 1904). Bei *Picea excelsa* besteht der Halsteil nach Miyake (1903) aus vier bis acht Zellreihen mit je zwei bis vier Zellen. Für *Abies balsamea* gibt Miyake (1903) drei bis vier Zellreihen mit vier Zellen in jeder Reihe an. Bei *Pseudolarix* werden acht Halszellen in zwei Etagen gebildet (Miyake und Yasui 1911). Bei *Cunninghamia* finden sich nach Miyake (1910) vier Halszellen und bei *Juniperus* zwei (Belajeff 1893).

Die Anzahl der zur Ausbildung gelangenden Archegonien ist bei den verschiedenen Arten sehr abweichend.

Während Treub (1881) bei *Cycas circinalis* drei bis sechs, selten acht Archegonien in einer Samenanlage fand, ist die Zahl bei *C. revoluta* nach

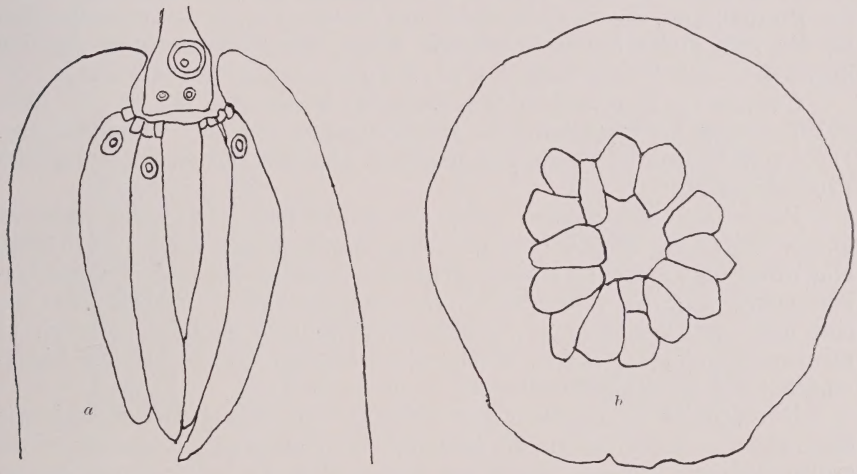


Abb. 145. *Cunninghamia sinensis*. a Längsschnitt durch den oberen Teil eines weiblichen Prothalliums mit den Archegonien; oben die Spitze des Pollenschlauches mit Pollenschlauchkern, dem Kern der Stielzelle und der größeren Anthridiummutterzelle. Vergr. 70. b Querschnitt durch den oberen Teil des Prothalliums mit dem Archegonienkomplex. Vergr. 70. (Nach Miyake 1908.)

Ikeno (1898) kleiner, indem sie hier normalerweise zwischen zwei bis vier variiert, gelegentlich auch zwischen eins bis sechs oder sogar null, während acht nie gefunden werden.

Die größte Anzahl von Archegonien wird bei *Microcycas* gebildet, nämlich bis zu zweihundert. Die Archegonien liegen hier an allen Seiten des Prothalliums, während sie sonst auf die Mikropylargegend beschränkt sind. Eigenartigerweise besitzt hier häufig das Archegonium zwei bis drei freie Kerne, wahrscheinlich, wie Caldwell (1907) annimmt, weil zwei oder drei Archegonien miteinander verschmolzen sind. Obwohl also *Cycas* dem grobmorphologischen Bau seines Fruchtblattes nach unstreitig den ursprünglicheren Typus darstellt, ist der Gametophyt von *Cycas* ebenso sicher eine viel jüngere Bildung als jener von *Microcycas*.

Bei *Picea excelsa* werden nach Miyake (1903) in jedem Prothallium zwei bis sieben Archegonien angelegt, meistens sind es jedoch vier, bei *Cunninghamia* gelangt eine wesentlich größere Anzahl von Archegonien zur Ausbildung (Miyake 1908) siehe Abb. 145. *Abies pectinata* besitzt nach

Cavara (1900) in jeder Samenanlage zwei oder drei Archegonien, selten nur eine und noch seltener mehr als drei. *Abies balsamea* hat in jeder Samenanlage nach Miyake (1903) ein bis vier Archegonien; gewöhnlich findet man zwei. Bei *Pseudolarix* schwankt die Anzahl der Archegonien zwischen vier und sieben, meistens sind es fünf oder sechs.

Für *Cunninghamia* gibt Miyake (1910) die Zahl der Archegonien zu dreizehn bis sechszehn in jedem Prothallium an.

Bei *Phyllocladus* und *Dacrydium* werden ein bis vier Archegonien nach Stiles (1912) gebildet, bei *Podocarpus coriaceus* und *P. macrophyllus* fünf bis zehn, bei *P. nagi* bis neunzehn. Bei *Taxus baccata* werden nach Strasburger (1904) etwa zehn Archegonien gebildet.

Agathis australis besitzt neun bis fünfzehn Archegonien (Eames 1913); sie liegen nicht nur am Scheitel, sondern im ganzen oberen Drittel des Prothalliums. Sie sind hier tief in das Gewebe eingebettet und bisweilen ist der zum Halse führende schmale Kanal völlig überwachsen. Ähnlich liegen die Verhältnisse nach Burlingame (1914) bei *Araucaria*.

Callitris (= *Widdringtonia*) *cupressoides* bildet nach Saxton (1909, 1910) dreißig bis etwa hundert Archegonien in jedem Prothallium aus. Diese sind in mehreren Gruppen geordnet, aber niemals an der Spitze des Prothalliums.

Bei *Sequoia sempervirens* stehen die zahlreichen Archegonien meistens an den Seiten des Prothalliums und zwar kommen nach Arnoldi (1899) alle Übergänge zwischen einzeln stehenden Archegonien und Archegonienkomplexen vor. Es wird niemals eine vollständige Deckschicht um die einzelnen Archegonien und Archegoniumkomplexe gebildet, sondern es nehmen nur einzelne Zellen, welche die Archegonien umgeben, die Eigenschaften von Deckschichtzellen an.

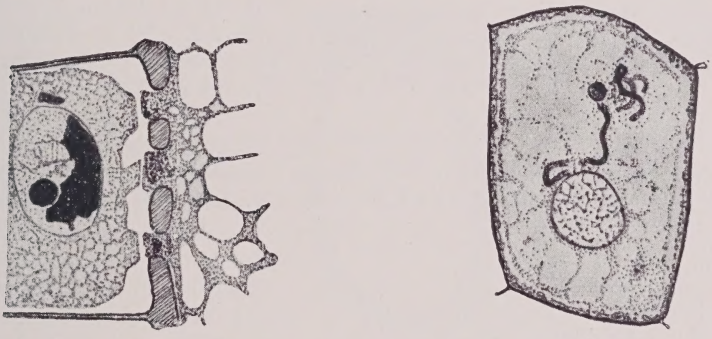
Um den Archegonienkomplex befindet sich z. B. bei *Cunninghamia* eine Lage von Schichtzellen, die reich mit Zytoplasma gefüllt sind und einen großen Zellkern führen. Wenn die Archegonien zu voller Größe herangewachsen sind, findet man viele zweikernige Schichtzellen. Das gleiche wurde bei *Libocedrus* von Lawson (1907) und bei *Taxodium* von Coker (1903) gefunden. Nach Lawson (1904) sind bei *Cryptomeria* fast alle diese Zellen vielkernig.

Die Frage, woher stammt das Material für das Wachstum der Zentralzelle des Archegoniums, beantwortet Ikeno (1898) nach seinen Untersuchungen bei *Cycas revoluta* folgendermaßen: Die Wandungszellen eines Archegoniums, welche zu einer einfachen Schicht um die Zentralzelle angeordnet und durch eine sehr dicke Zellulosenmembran von derselben getrennt sind, zeichnen sich durch den Besitz eines sehr dichten Zytoplasmas und eines großen Zellkerns aus. Ehe das Archegonium seine volle Entwicklung erreicht hat, besitzen diese Zellkerne ein feinfädiges Kerngerüst; allein nach einiger Zeit wird der ganze Kern plötzlich in einen vollständig homogenen, sich stark und diffus färbenden Körper verwandelt, wobei keine Kernstruktur, den Nukleolus ausgenommen, mehr zu unterscheiden ist. Es ist klar, daß zu dieser Zeit eine Menge halbflüssiger Stoffe in den Zellkernen entsteht, sie dicht erfüllt und so zu ihrer Kondensierung führt. Auch findet dann wahrscheinlich ein Prozeß der Auflösung der ursprünglich strukturierten Kernsubstanzen statt, so daß die Konstruktur nicht mehr erkennbar ist. Diese bemerkenswerte Erscheinung beschränkt sich nicht nur auf die Wandungszellkerne, sondern erstreckt sich auch auf

viele Endospermzellkerne. Es ist zu bemerken, daß die kondensierten Kerne sich nur in denjenigen Wandungs- bzw. Endospermzellen befinden, welche um den oberen kleinen Teil der Zentralzelle angeordnet sind.

Dieser Stoff, wenigstens der in den Wandungszellkernen befindliche, bildet offenbar das Material für die allmähliche Erfüllung der Zentralzelle mit Zytoplasma. Seit Goroschankins (1883) Untersuchungen ist es bekannt, daß bei den *Cycadeen* die Protoplasten der Zentralzelle und der Wandungszellen durch feine Plasmafäden in offener Verbindung stehen. Es ist leicht zu erkennen, daß der den Zellkernraum der Wandungszellen erfüllende Stoff, welcher im natürlichen Zustand wahrscheinlich ein halbflüssiger Körper ist, von dort ausfließt und nach der Zentralzelle wandert. Ikeno konnte die verschiedenen Stadien des Transports dieses Stoffes (im fixierten Zustand als Granulation erscheinend) nach der Zentralzelle finden.

Bemerkenswert ist ferner, daß der Zellkern der Wandungszelle häufig sich der Zentralzelle nähert und dort einen nach dem nächsten Plasmafaden



a b

Abb. 146. *Dioon edule.* a „Jacket-cell" des Archegons. Die chromatische Substanz ist sehr einseitig gelagert. b „Jacket-cell" mit einem normalen Kern und einem in „Spirem". Vergr. 350. (Nach Chamberlain.)

gerichteten kurzen Schnabel bildet. Hervorzuheben ist, daß auch der Kern der Zentralzelle in gleicher Weise Substanz an das Zytoplasma abgibt.

Nach Chamberlain (1906) treten die Nährstoffe der Deckzellen vermittelst der Haustorien ebensoleicht in die Eizelle über, als wenn sie in der gleichen Zelle von einer Seite zur andern wanderten. Die ursprüngliche Zellwand ist zwischen Eizelle und Deckzellen aufgelöst. Besonders eigenartig ist, daß die „chromatische Substanz" des Zellkerns der Deckzellen sehr ausgesprochen nach der Seite befördert wird, in der die Membranöffnungen sich befinden, so daß man mit dem Austritt gelöster Stoffe, die zur Ernährung der Eizelle Verwendung finden, rechnen muß. In einem Falle wurde von Chamberlain auch eine Deckzelle beobachtet, in welche von einer Nachbarzelle der Kern eingedrungen war; dieser befand sich im Spiremstadium.

Bei *Ephedra* beginnt zur Zeit der Anlage der Archegoniuminitialen die Spitze des Nuzellus zu desorganisieren und diese Desorganisation schreitet weiter, bis der Bauchkanalkern abgegeben ist; es ist dann eine breite runde Öffnung, die unten enger wird von der Spitze des Nuzellus bis zum Prothallium vorhanden. Dies ist die tiefste Pollenkammer bei den

Gymnospermen, denn sie gestattet dem Pollenkorn sich direkt auf die Halskanalzellen des Archegoniums zu legen.

Bei *Tumboa* finden wir in der Nuzellarkappe keine Pollenkammer ausgebildet, hier wachsen die Pollenschläuche in den Nuzellus herab und die Prothalliumschläuche wachsen ihnen entgegen.

Bei *Gnetum* desorganisierten die Zellen an der Spitze des Nuzellus vor der Bestäubung, und es wird dort eine Art von Pollenkammer gebildet.

Die bei der ersten Teilung der Archegoniuminitiale nach innen abgegebene Zelle heißt das Archegonium.

Der Kern des Archegoniums, der als Zentralkern bezeichnet wird, teilt sich hierauf nochmals und gibt an der Peripherie eine kleine Zelle ab, die Bauchkanalzelle z. B. bei *Ginkgo* (Ikeno 1901). Sehr häufig kommt es bei dieser Teilung nicht mehr zur Bildung einer neuen Zelle, sondern es wird nur der Bauchkanalkern abgegeben, z. B. bei *Cunninghamia* (Miyake 1908). *Zamia* (Coulter und Chamberlain 1903), *Cycas* (Ikeno 1898), *Podocarpus* (Coker 1902), *Cephalotaxus* (Arnoldi 1900), *Thuja* (Land 1902), *Taxodium* (Coker 1903).

Abb. 147. *Picea excelsa*. Entwicklung des Halsteiles. Der Halsteil des reifen Archegoniums besteht aus vier bis acht Zellreihen mit je zwei bis vier Zellen. Vergr. 110. (Nach Miyake 1903.)

Der Kern der Zentralzelle zeigt häufig vor der Teilung eine Anhäufung des Chromatins in der Mitte.

Die Spindel bei der Teilung des Zentralkerns läuft nach unten spitz zu, während sie nach oben breit an die Membran der Zentralzelle ansetzt. Hierdurch wird erreicht, daß die Bauchkanalzelle als kleine sichelförmige Zelle von der großen Eizelle abgeteilt wird. Ähnliche Verhältnisse finden wir bei der Bildung der generativen Zelle im Pollenkorn der Angiospermen.

Bei *Juniperus communis* beobachtete Norén (1907) am unteren Pol dieser Spindel eine größere Zytoplasmaansammlung, von der die Polstrahlung ausging.

Sowohl der Bauchkanalkern als auch die Bauchkanalzelle fallen baldiger Desorganisation anheim.

Sind mehrere Archegonien vorhanden, so erfolgt die Teilung des Zentralkerns in allen ziemlich gleichzeitig.

Die Angabe von Arnoldi (1899), daß bei den *Cupressineen* anscheinend kein Bauchkanalkern mehr gebildet werde, ist durch spätere Untersuchungen von Land (1902), Norén (1907) und Lawson (1907) widerlegt.

Auch die Mitteilung von Coulter und Land (1905), daß bei *Torreya taxifolia* sich kein Bauchkanalkern gefunden habe, wird durch die positiven Angaben Robertsons (1904) für *T. californica* sehr in Frage gestellt.

Während der Bauchkanalkern gewöhnlich bei oder kurz nach der Befruchtung degeneriert, liegen anderseits auch Beobachtungen vor, daß der Bauchkanalkern nach der Befruchtung nicht nur selbst während der

Embryobildung erhalten bleibt, sondern sogar amitotisch in eine wechselnde Zahl von Kernen zerfällt. Dies fanden beispielsweise Ikeno bei *Cycas*, Arnoldi bei *Cephalotaxus*, Murril bei *Tsuga*, Coker bei *Podocarpus*, Land bei *Thuja*. Den Höhepunkt erreicht diesbezüglich un-

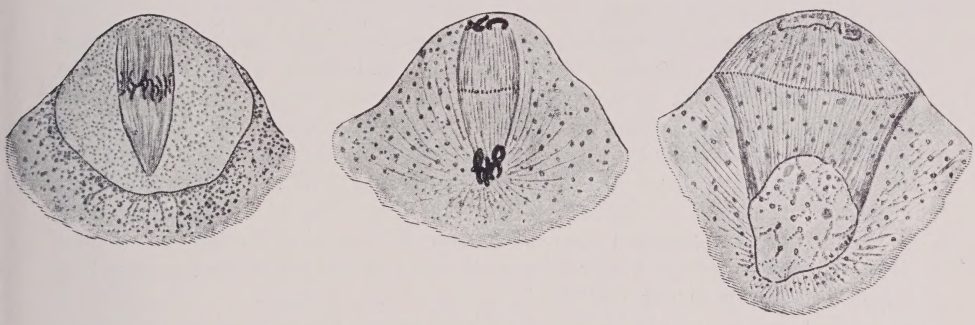


Abb. 148. *Picea excelsa*. Teilung des Zentralkerns im Archegon bei der Bildung der Bauchkanalzelle. Die beiden Spindelpole sind völlig different entwickelt. Man achte auch auf die Verschiedenheiten in der Form der Tochterkerne. Vergr. 500. (Nach Miyake.)

bedingt *Thuja occidentalis*, wo der Bauchkanalkern nach Lands Untersuchungen sogar befruchtet werden kann und einen nach aufwärts wachsenden Embryo (?), jedenfalls aber ein mehrzelliges Gewebe liefern kann.

a b

Abb. 149. *Juniperus communis*. Teilung des Zentralkerns im Archegon. Der eine Pol mündet in eine besonders dichte Zytoplasmaansammlung, an der anderen Seite ist ausgesprochene Multipolarität. Vergr. 1040. (Nach Norén.)

In der Entwicklung des ♀ Gametophyten können gelegentlich allerlei Unregelmäßigkeiten auftreten. Über das Auftreten mehrerer Prothallien in einer Samenanlage wurde schon berichtet. Auch bei der Archegoniumbildung finden wir solche Abweichungen. So wurden bei *Abies balsamea* von Miyake (1903) anormale Archegonien aufgefunden, denen die

Halszellen fehlten, oder es fanden sich in einem Prothallium zwei übereinanderliegende Archegonien. In einem Falle wurde ein doppeltes Archegonium ohne Halszellen beobachtet, wobei sich im oberen Archegonium zwei Eizellen erkennen ließen. Auch wurde ein Archegonium mit zwei Eizellen und zwei Bauchkanalzellen, aber nur einem Halsteil über der einen Bauchkanalzelle gefunden.

Bei *Picea excelsa* wurden von Miyake (1903) öfters Archegonien ohne Halszellen gefunden, auch wurden mehrmals zwei Archegonien übereinander liegend beobachtet, von denen das untere, größere, keine Halszellen besaß, während bei beiden die Bauchkanalzelle gebildet wurde.

Von Strasburger (1904) wurde bei *Taxus baccata* einmal beobachtet, daß sich zwei Makrosporen derselben Reihe weiterentwickelt hatten.

Auf das Vorkommen von mehreren Kernen im Archegonium von *Microcycas* ist bereits hingewiesen; dieser Fall dürfte auch zu den Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung gehören.

Über eine anormale Archegoniumbildung bei *Pinus maritima* berichtet Saxton (1912). Die gewöhnlich terminale Gruppe von zwei oder drei Archegonien wurde ersetzt durch zwei seitliche Gruppen von je zwei Archegonien. Möglicherweise deutet dieser Befund aber auch darauf hin, daß früher die Archegonien bei *Pinus* einen größeren Teil der Oberfläche des Prothalliums einnahmen.

Der Schwesterkern des Bauchkanalkerns ist der Eikern. Dieser wächst bei den Gymnospermen zu ganz enormer Größe heran und bildet wohl die größten Kerne des Pflanzenreiches. Sehr häufig ist der Eikern von einem dichteren Zytoplasma umgeben, in welchem zahlreiche kleine Stärkekörnchen gleichmäßig dicht verteilt sind.

Der befruchtungsreife weibliche Gametophyt der Gymnospermen besteht demnach aus einer Eizelle mit dem Eikern, einer Bauchkanalzelle mit Bauchkanalkern oder nur dem letztern, sofern dieser zur Zeit der Reife noch nicht degeneriert ist, aus den Halskanalzellen und endlich dem Prothallium.

Die Homologien des Embryosackes der Gymnospermen mit den Archegonien der Farne sind so augenfällig, daß es besonderer Vergleiche nicht bedarf.

Die Entwicklungstendenzen.

Betrachten wir nun die Entwicklungstendenzen, wie sie in der weiblichen Gametophytenentwicklung der Gymnospermen zutage treten, so finden wir vor allem, daß gleiche Tendenzen in verschiedenen Gruppen auftreten, was für eine frühzeitige Spaltung in die verschiedenen Gruppen spricht. Wir müssen uns vor Augen halten, daß unsere heutigen Formen keine fortlaufenden Reihen darstellen, sondern die Endglieder vieler Reihen. Das Auftreten vereinzelter primitiver Merkmale spricht also keineswegs für das Alter der betreffenden Gruppe; auch können die Merkmale für ein primitives oder progressives Verhalten in der ♀ und der ♂ Generation entgegengesetzt sein. Man kann demnach die Stellung einer Familie auf Grund der zytologischen Befunde nur mit großer Vorsicht und unter Würdigung aller zytologischen Verschiedenheiten und natürlich auch nur unter Berücksichtigung sonstiger systematischer Kriterien festlegen.

Im besonderen finden wir das Bestreben, das vielzellige Archespor in ein einzelliges zu reduzieren.

Bei der Bildung der Makrosporen geht die sukzedane Zellwandbildung häufig in den Typus der verspäteten Ausbildung der Zellwand über.

Während die Entwicklungsmöglichkeit aller Makrosporen einen primitiven Typus darstellt, ist die Beschränkung der Entwicklung auf eine, normalerweise die innerste Makrospore, ein vorgeschrittener Typus.

Ebenso ist die Entstehung von nur drei Makrosporen aus einer Sporenmutterzelle aus dem ursprünglichen Tetradentypus abzuleiten.

Die Ausbildung einer spezifischen Deckzellenschicht um jedes Archegon ist ebenfalls eine Progression und scheint mit der Verminderung der Anzahl der Archegonien Hand in Hand zu gehen.

Während die Ausbildung der Archegonkammer bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* mit dem Vorhandensein von Spermatozoiden in Verbindung steht und daher ein primitives Merkmal darstellt, ist die Bildung der Pollenkammer durch Auflösung der Nuzelluszellen bei *Ephedra* sicher eine Neuerwerbung.

Die Ausbildung einer Bauchkanalzelle ist ebenfalls gegenüber der Abgabe eines freien Bauchkanalkerns als primitives Merkmal zu werten.

Die Reduktion der Anzahl der Archegonien ist eine Progression, gleichzeitig hiermit werden die Archegonien an das Mikropylarende des Prothalliums lokalisiert.

Als ursprünglichste Prothalliumform würden wir ein sofort zellulär angelegtes anzusehen haben; ein solches ist aber bei den Gymnospermen nicht mehr bekannt. Die nukleäre Prothalliumbildung mit späterer Zellwandbildung ist bereits ein abgeleiteter Typus und führt hinüber zu dem Verhalten von *Tumboa*, wo das Ei reif ist, bevor die Zellwandbildung im Prothallium durchgeführt ist, und endlich zu *Gnetum*, wo überhaupt vor der Befruchtung keine Zellwände mehr gebildet werden.

Ursprünglich scheinen nur zwei Halszellen gebildet zu werden; das Auftreten von mehreren Halszellen dürfte daher auch als progressiver Typus anzusprechen sein.

Jedenfalls geht das Streben des ♀ Gametophyten vor allem dahin, immer früher in der Ontogenie das Ei zur Reife zu bringen und ferner zelluläre Bildungen in „nukleäre“ (oder vielkernige, Plasmodien) überzuführen (Bauchkanalzelle, Prothallium).

Die Befruchtungserscheinungen bei den Gymnospermen.

Das Verhalten der Spermakerne.

Durch die Bestäubung wird das Pollenkorn auf die Mikropyle der Samenanlage gebracht; hier befindet sich ein Tropfen einer Flüssigkeit, die wahrscheinlich aus den angrenzenden Nuzelluszellen ausgeschieden wird.

Beim Eintrocknen dieser Flüssigkeit werden die Pollenkörner durch die Mikropyle in die zwischen den Integumenten gelegene Pollenkammer hineingezogen.

Nach den Untersuchungen von Belajeff (1891), Strasburger (1892), Dixon (1894) ist es allgemein bekannt, daß zur Zeit der Be-

fruchtung die Zellen und Kerne am wachsenden Ende des Pollenschlauches zusammenkommen. Hirase (1897) stellte jedoch fest, daß bei *Gingko biloba* ein umgekehrter Prozeß stattfindet, weil hier das wachsende Ende des Pollenschlauches in das Nuzellargewebe eindringt und wie eine Wurzel funktioniert, während schließlich alle Zellen und Kerne sich in dem entgegengesetzten Ende des Pollenschlauches befinden. Ebenso verhält sich nach Ikeno (1898) *Cycas revoluta*.

Bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* bildet sich durch eine Einsenkung des Prothalliums eine Archegonkammer aus, zur Zeit der Befruchtung lösen sich die über dieser Kammer liegenden Nuzelluszellen auf, so daß die Pollenschläuche in diese Archegoniumkammer hineinwachsen können. Bei den *Coniferen* bleibt die Nuzelluskappe erhalten und die Pollenschläuche müssen sich durch das Gewebe der Nuzelluskappe einen Weg bahnen, um zu den Archegonien zu gelangen.

Bemerkenswert ist noch das Verhalten der Pollenkörner. Bei der Keimung entledigen sie sich der Exine vollständig; diese wird durch Dehnung des Plasmakörpers zum Platzen gebracht. Nach Land (1907) wirft das Pollenkorn bei *Ephedra* im Kontakt mit dem schleimigen Sekret der Pollenkammer seine Exine ab, bevor der Pollenschlauch gebildet wird. Dasselbe ist nach Karsten (1893) und Thompson (1916) bei *Gnetum* der Fall. Durch eine Volumenzunahme des Inhaltes wird die Exine in zwei Lappen, die noch miteinander in Zusammenhang bleiben oder auch gänzlich getrennt werden können, abgesprengt. Man findet die Exine dann auf dem Scheitel des Nuzellus vor.

Zwischen der Bestäubung und der Befruchtung vergeht bei den Gymnospermen häufig eine lange Zeit.

Bei *Cycas revoluta* liegen zwischen Bestäubung und Befruchtung vier Monate, bei *Zamia floridana* fünf, bei *Dioon edule* etwa sechs.

Bei *Ginkgo* findet die Befruchtung etwas über vier Monate nach der Bestäubung statt. Zwischen Bestäubung und Befruchtung liegen bei *Widdringtonia* vierzehn bis fünfzehn Monate.

Bei *Pinus* vergeht nach der Bestäubung über ein Jahr bis zur Befruchtung.

Bei *Picea excelsa* liegen Bestäubung und Befruchtung etwa sechs Wochen auseinander, bei *Sequoia* und *Cryptomeria* etwa fünfzehn Wochen, bei *Cunninghamia* zwölf, *Pseudotsuga* acht, *Tsuga* sechs, *Thuja* vier.

Ephedra trifurca wird bereits zehn Stunden nach der Bestäubung befruchtet.

Die Pollenschläuche dringen durch den Nuzellus zu den Archegonien vor und entleeren ihren Inhalt in die Eizelle.

Bei der Befruchtung von *Zamia* bersten nach Webber (1901) die Pollenschläuche in der Archegonienkammer oberhalb der Archegonien. Die Flüssigkeit, in der die Spermatozoiden schwimmen, entstammt zum Teil den Pollenschläuchen und wahrscheinlich auch der Eizelle. Die Spermatozoiden dringen in die Eizelle ein, indem sie durch die aufgebrochenen Halszellen hindurchschwimmen.

Nach Webber (1901) schwimmt das erste befruchtende Spermatozoid eine kleine Strecke im Zytoplasma der Eizelle und bleibt dann stehen; im oberen Teil der Eizelle streift das Spermatozoid sein Zilienband und sein Zytoplasma ab und dann bewegt sich der Spermakern zum Eikern. Das vom Spermakern abgeworfene Zytoplasma ist noch einige Zeit in der Eizelle sichtbar; später fließt es aber mit ihrem Zytoplasma zusammen.

Bei *Zamia* beobachtete Webber (1901), daß manchmal zwei oder drei Spermatozoiden in die Eizelle eintreten, doch wird nur eins zur Befruchtung verwandt, während die übrigen untergehen.

In solchen Fällen, in denen wie z. B. bei *Juniperus* zwei gleichgroße Spermazellen ausgebildet werden, dient ein Pollenschlauch zur Befruchtung zweier Eizellen.

Der Weg des Pollenschlauches ist verschiedenartig. Manchmal dringt er geradewegs durch den Nuzellus zu den Archegonien vor, wie bei *Cryptomeria* und wahrscheinlich allen Arten, bei denen die Bestäubung und die Befruchtung relativ kurz hintereinander erfolgen; in anderen Fällen macht der Pollenschlauch Umwege und verzweigt sich, besonders bei den Arten mit lange hinausgeschobener Befruchtung. Bei *Sequoia* dringt der Pollenschlauch teils zwischen Integument und Nuzellus vor, teils durch den Nuzellus. Bei *Widdringtonia* dringt er bis zur Oberfläche des Prothalliums vor, wächst auf ihr hinunter bis ein Drittel oder die Hälfte der Länge und befruchtet die tief und seitlich gelegenen Archegonien. Bei den *Araucarien* und *Agathis* liegen die Pollen außerhalb der Mikropyle und erst die Pollenschläuche wachsen in die Mikropyle hinein.

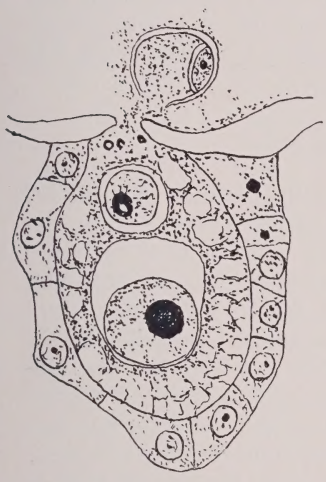


Abb. 150. *Taxus baccata.* Die soeben befruchtete Eizelle auf einem Längsschnitt durch die Samenknospe von Endospermzellen umgeben. Über ihr der Pollenschlauch mit den Resten der größeren generativen Zelle und der kleinen generativen Zelle. Das Plasma der Eizelle ist wahrscheinlich beim Fixieren vom Kern an einer Seite abgetrennt. Der große generative Kern über dem Eikern. Vergr. 270. (Nach Belajeff 1891.)

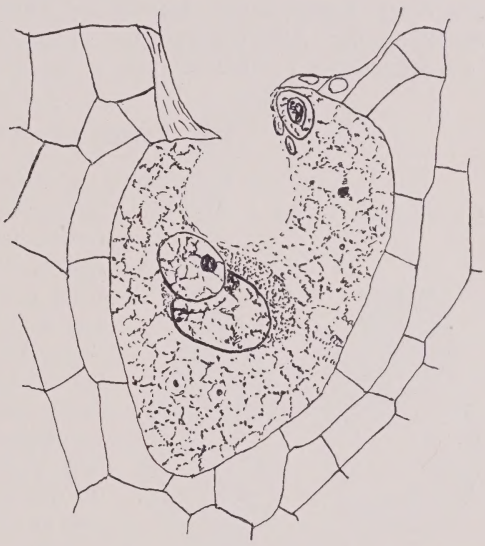


Abb. 151. *Torreya taxifolia.* Befruchtungsstadium. Der Spermakern in Berührung mit dem Eikern; das Zytoplasma der männlichen Zelle hat sich in einem geschlossenen Ring um den Eikern gelegt, die funktionslose Spermazelle, Pollenschlauchzelle und Stielzelle liegen im oberen Teil des Eiplasmas. Die Höhlung im Eiplasma ist durch den Einbruch des Pollenschlauches verursacht. Vergr. 460. (Nach Coulter und Land 1905.)

Bei *Gnetum* ist bereits ein „Griffel" mit einem „Griffelkanal", der von sezernierenden Epithelzellen ausgekleidet ist, vorhanden. Die Pollen keimen

nach Thompson (1916) entweder in der „Griffelhöhle“ oder auf dem Scheitel des Nuzellus.

Der Spermakern legt sich nunmehr dem Eikern dicht an und verschmilzt mit ihm.

Cycas Rumphii entwickelt nach der Bestäubung mit Pollen von *Encephalartos* oder *Macrozamia* Samen von normaler Größe, die jedoch, da sie keinen Embryo besitzen, nicht keimen. Die fremden Pollenkörner finden ihren Weg nach Le Goc (1917) zu den Pollenkammern der Samenanlagen, keimen dort und dringen in das Nuzellusgewebe ein. Zu einer Befruchtung kommt es nicht, jedoch ist die Wachstumsanregung der Samenanlage die Folge. Wir haben hier also einen Fall von induzierter Parthenokarpie.

Das Verhalten des Eikerns.

Der Verlauf der Kopulation von Eikern und Spermakern verläuft bei *Cycas* nach Ikeno (1898) folgendermaßen: Der Eikern biegt sich an der Spitze leicht ein und an dem Teile des Kerns, der an diese Einbiegung angrenzt, sieht man eine dichte feinkörnige Substanz sich ansammeln. So entsteht die „Empfängnishöhle“, in die der Spermakern immer tiefer eindringt. Dieser wächst darauf zu wurzelartiger Verlängerung aus, welche kurze Ausstülpungen bildet. Schließlich ist die männliche Kernmasse ganz in die des viel größeren Eikerns eingedrungen und hat ihre „Individualität“ verloren.

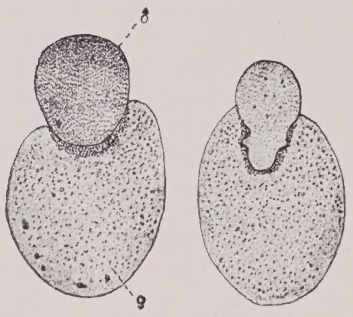


Abb. 152. *Cycas revoluta*. Sukzessive Stadien der Kernverschmelzung im Sexualakte. Vergr. 80. (Nach Ikeno.)

Bei *Abies balsamea* beobachtete Miyake (1903) Bilder, die vielleicht die „Befruchtung“ eines diploiden Kerns der zweiten Teilung der befruchteten Eizelle durch den zweiten Spermakern, also gewissermaßen eine zweimalige Befruchtung, zeigen.

Saxton (1909) glaubt, daß gelegentlich bei *Pinus pinaster* parthenogenetische Eientwicklung vorkomme, weil sich hier der Eikern öfter teile, bevor ein Pollenschlauch das Archegonium erreicht habe, und weil bei dieser Teilung nur eine Gruppe von Chromosomen zu erkennen sei, während bei normaler Befruchtung die elterlichen Anteile getrennt erscheinen. Endlich findet man bei normaler Befruchtung den zweiten Spermakern im oberen Teil der Eizelle, während bei anscheinend parthenogenetischer Entwicklung keine Spur davon zu finden ist.

Ferguson (1913) weist darauf hin, daß sie bereits früher bei *Pinus strobus* auf den Einschluß von Zytoplasma zwischen den verschmelzenden Geschlechtskernen aufmerksam gemacht habe.

Um die verschmelzenden Kerne bildet sich nach Strasburger (1884) eine dichte Stärkeschicht. Auch Lawson (1907) und Norén (1907) geben für die *Cupressineen* eine derartige Stärkeschicht an.

Nach Coulter und Land (1905) legt sich bei *Torreya taxifolia* das männliche Zytoplasma um die Oberfläche des Eikerns. Das männliche

Zytoplasma ist sowohl nach der ersten als nach der zweiten Teilung des Keimkerns noch zu erkennen (vgl. Abb. 151).

Die verschmelzenden Sexualkerne von *Cunninghamia* sind nach Miyake (1910) von bedeutenden Stärkemengen umgeben (siehe Abb. 154). Nach Ansicht von Nawaschin und Finn (1913) dürfte auch die Zytoplasmahülle, die von anderen Forschern (Lawson 1907 bei *Thuja orientalis*, Ottley 1909 bei *Juniperus communis* und Coker 1903 bei *Taxodium*) bei der Kopulation der Sexualkerne beobachtet wurde, größtenteils aus Stärkeansammlungen bestehen.

Nach Chamberlain (1911) umgibt bei *Dioon* niemals das Zytoplasma des Spermatozoids den Keimkern. Hingegen gibt Ikeno (1898) für *Cycas revoluta* eine intensiv färbbare Substanzmasse an, die offenbar durch Ausscheidung aus dem Spermakern entstanden ist.

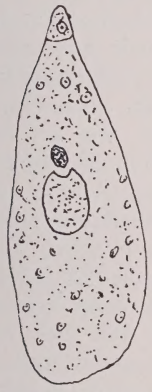


Abb. 153. *Abies balsamea*. Eizelle kurz vor der Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern. Der Eikern zeigt in seinem oberen Teile gegenüber dem Spermakern eine kraterähnliche Vertiefung. Oben ist die Bauchkanalzelle noch sichtbar. Vergr. 90. (Nach Miyake 1903.)

Gelegentlich zeigt der Eikern in seinem oberen Teile gegenüber dem Spermakern bereits vor der Berührung eine kraterähnliche Vertiefung. Diese findet sich jedoch regelmäßig bei *Cycas revoluta* (Ikeno 1898).

Der Keimkern von *Pinus strobus* zeigt nach Ferguson (1904) auch in den Prophasen des zweiten Teilungsschrittes zwei getrennte Knäuel nebeneinander (vgl. Abb. 56 und 57); für den dritten im unteren Ende sich vollziehenden Teilungsschritt gilt ähnliches. Die erste Kernplatte tritt gleich als einheitliches Gebilde auf, ebenso verhalten sich die ihr folgende Anaphase und Telophase.

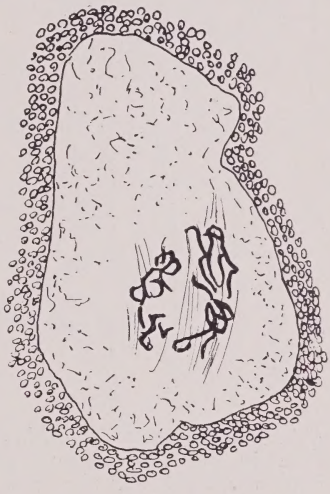


Abb. 154. *Cunninghamia sinensis*. Prophase der ersten Teilung des befruchteten Eikerns; die väterlichen und mütterlichen Chromosomen noch in getrennten Haufen. Eine dichte Stärkeschicht um den Keimkern gelagert. Vergr. 660. (Nach Miyake 1910.)

Miyake (1910) stellte fest, daß bei der Prophase der ersten Teilung des befruchteten Keimkerns von *Cunninghamia* die väterlichen und mütterlichen Chromosomen noch in getrennten Haufen auftreten. In der fertigen Spindel waren die väterlichen und mütterlichen Anteile nicht mehr getrennt wahrnehmbar.

Auch Saxton (1909) gibt für die Prophasen der ersten Teilung des Keimkerns von *Callitris* eine Trennung der Chromosomen in zwei Gruppen an.

Die erste Spindel des Keimkerns von *Cycas revoluta* ist nach Ikeno (1898) ziemlich breit und die Fasern konvergieren nicht in zwei Polen.

Abb. 155. *Gnetum Rumphianum.* Befruchtung. Übertritt des Pollenschlauchinhaltes in den Embryosack, Berührung eines generativen Kerns mit einem Eikern. Man bemerkt den von oben kommenden Pollenschlauch, der gerade mit dem von der Wand abgehobenen Plasmabelag des Embryosackes in Verbindung getreten ist. Die Eikerne sind in dichten Scharen in einiger Entfernung unter dem Embryosackscheitel angesammelt. Sie haben alle eine gestreckte Form angenommen. Die generativen Kerne zeigen eine birnförmige Gestalt und lassen das zugespitzte Ende vorangehen. Seitwärts zwischen den generativen Kernen liegt der verquellende Pollenschlauchkern. Die generativen Kerne zeigen in der von starker Kernmembran umhüllten homogenen Grundmasse eine beträchtliche Anzahl kleiner Chromatinkugeln. Vergr. 500. (Nach Karsten 1893.)

Die Spindelbildung bei der ersten Teilung der Eizelle erfolgt fast stets intranuklear.

Von Hutchinson (1915) für *Abies balsamea* und von Chamberlain (1916) für *Stangeria paradoxa* wird angegeben, daß bei der ersten Teilung des befruchteten Eikerns nur die haploide Chromosomenzahl in Erscheinung trete. In Wirklichkeit habe aber jedes Chromosom diploiden Charakter, da es aus zwei Längshälften, wie bei der Reduktionsteilung bestehe. Bei der ersten Teilung nun soll eine Querteilung erfolgen und dann sollen sich auch die parallel konjugierten Chromosomen wieder trennen, so daß bei der zweiten Teilung die Diploidzahl sichtbar wird. Obgleich beide Arbeiten von dem Namen Chamberlain gedeckt werden, möchte ich diesen Angaben doch recht skeptisch gegenüberstehen. Hoffentlich bringen bald weitere Untersuchungen Klarheit über diese Vorgänge.

Der befruchtungsreife Embryosack von *Gnetum* enthält eine ganze Anzahl von freien Kernen, die alle als Eikerne funktionieren können.

Bei der Befruchtung verschmelzen die beiden

Zu Abb. 156. *Gnetum.*

a *Gnetum* spec. 33. Junges Makrosporangium. Embryosackmutterzellen und Deckzellen. Die mittlere Deckzelle bereits geteilt. Vergr. 550. b *Gn.* sp. 33. Zwei Reihen von je drei Makrosporen, in der einen bereits vier freie Kerne. Vergr. 550. c *Gn. gnemon.* Junges Prothallium. Wandbelag mit freien Kernen, zentrale Vakuole. Vergr. 430. d *Gn. gnemon.* Fast reifes Prothallium, Vakuole im oberen Teil, im unteren Teil Anhäufung von freien Kernen. Vergr. 200. e *Gn. gnemon.* Spitze des Prothalliums und Pollenschlauch. Im Prothallium zwei Eizellen, im Pollenschlauch zwei aneinander haftende Spermazellen und der Pollenschlauchkern. Vergr. 400. f *Gn.* spec. 33. Prothallium gerade vor der Befruchtung. Eizelle mit zwei Spermakernen. Um die Eizelle hat Zellbildung stattgefunden. Vergr. 400. g *Gn. gnemon.* Unterer Teil des Embryosackes, die Zellen sind durch Kernverschmelzung einkernig geworden. Vergr. 300. h *Gn.* spec. 33. Proembryo aus mehreren Zellen bestehend. Vergr. 400. i *Gn. gnemon.* Proembryo aus zwei Zellen bestehend, von dichtem Plasma und freien Kernen umgeben. Vergr. 300. k *Gn. moluccense.* Spitze des Suspensors mit einem großen Suspensorkern und vier kleinen Kernen, die den Embryo bilden werden. Vergr. 200. l *Gn. moluccense.* Junger Embryo. Vergr. 50. (Nach Thompson 1916.)

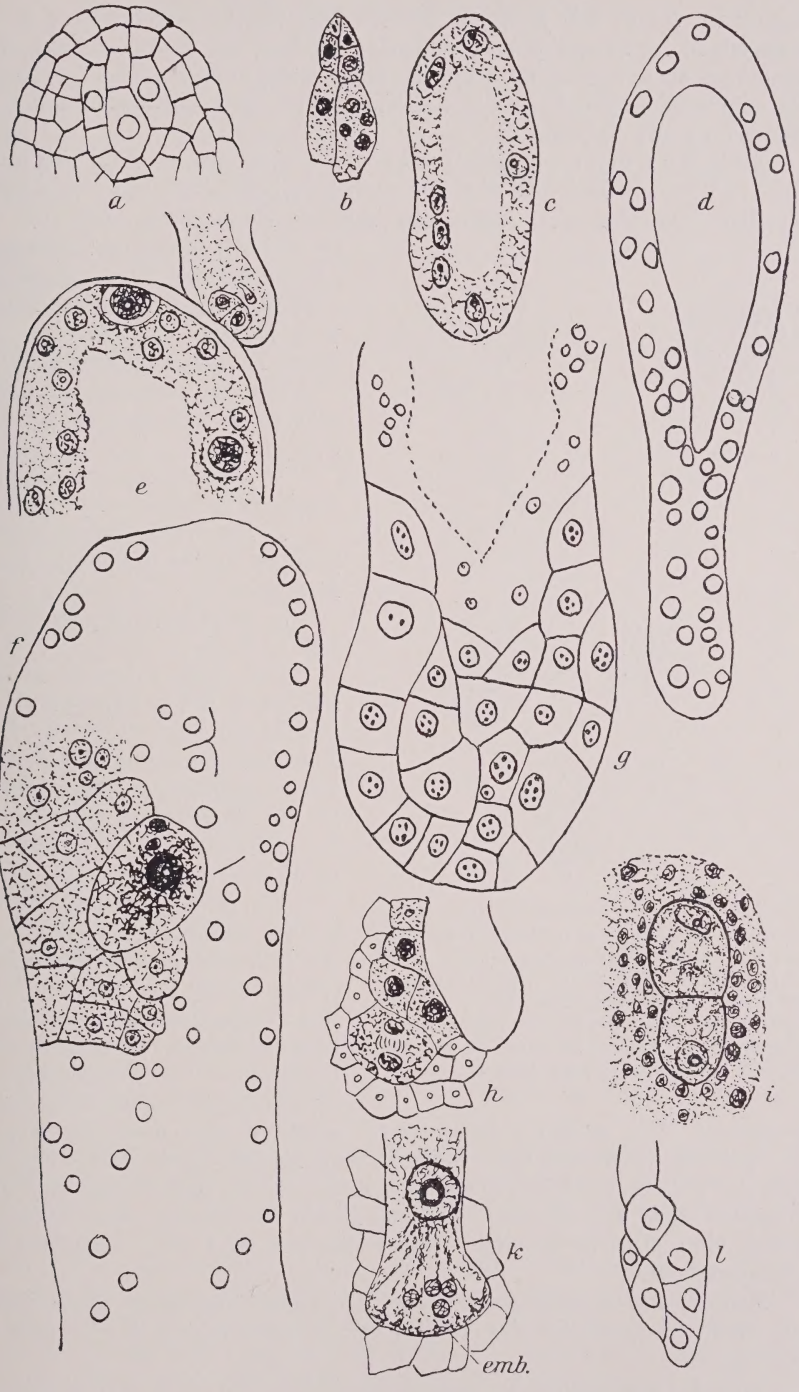


Abb. 156. *Gnetum.*
(Erläuterung nebenstehend.)

generativen Kerne mit je einem Eikern. Das Verhalten der beiden Keimkerne ist nicht immer gleich, teilweise bleiben die Keimkerne in einer Zytoplasmaansammlung inmitten des zellig werdenden Endosperms liegen, oder sie werden gleich in die Zellbildung bei der Zellwandbildung des Endosperms mit einbezogen.

Nach Thompson (1916) werden nur eine geringe Zahl der freien Kerne zu Eizellen. Meistens wird nur ein Eikern befruchtet, um diesen bildet sich bei verschiedenen Arten ein zelliges Endosperm, während bei *Gn. gnemon* das zellige Endosperm nur im basalen Teile ausgebildet wird und der befruchtete Eikern von dichtem Zytoplasma mit freien Kernen umgeben bleibt.

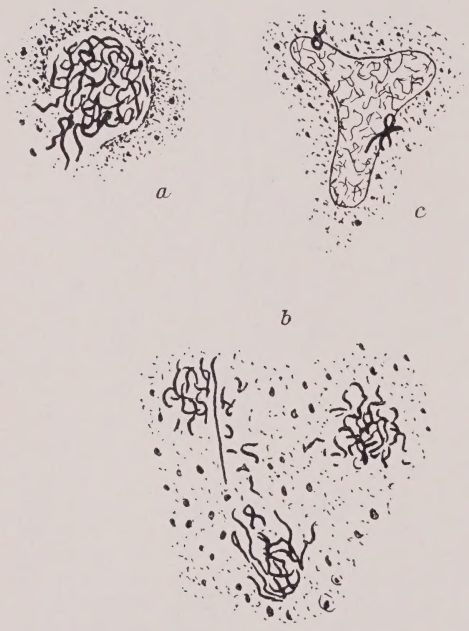


Abb. 157. *Abies balsamea.* Anormale Mitosen im oberen Teil des Archegoniums während der zweiten Teilung der Eizelle. a ist wahrscheinlich der zweite Spermakern, b und c sind der Pollenschlauchkern und der Kern der Stielzelle, die vor der Degeneration in Teilung zu treten suchen. Vergr. 530. (Nach Miyake 1903.)

Bei der Befruchtung unterscheidet Hutchinson (1915) drei Phasen:

1. Die Geschlechtskerne treten in gemeinsames Zytoplasma.
2. Die beiden Chromosomengruppen treten in dieselbe Kernmembran.
3. Die Chromosomen ordnen sich zu Paaren.

Bei *Abies balsamea* können sich nach Hutchinson (1914) sowohl die Stielzelle als auch die Antheridiummutterzelle teilen und alle so gebildeten Kerne können in die Eizelle eintreten, wie sich im Auftreten mehrerer Extrakerne im Proembryo zeigt.

Das gleiche beobachtete Miyake bereits vorher (1903). Bei der Befruchtung wird fast der gesamte Inhalt des unteren Teiles des Pollenschlauches, einschließlich der beiden Spermakerne, die Stielzelle und der Pollenschlauchkern in das Zytoplasma der Eizelle übertragen. Der größere Spermakern schlüpft aus dem Zytoplasma der Spermazelle heraus und wandert zum Eikern. Der zweite Spermakern, der Pollenschlauchkern und der Kern der Stielzelle teilen sich oder versuchen sich im oberen Teil der Eizelle zu teilen. Ihre Teilungsfiguren sind aber mehr oder weniger anormal und zeigen degenerative Veränderungen.

Endlich wurde anscheinend eine Kopulation des einen Spermakerns mit einem Tochterkern des bereits schon befruchteten Keimkerns beobachtet.

Auch bei *Cunninghamia* beobachtete Miyake (1910) Teilungsfiguren überschüssiger Kerne in der befruchteten Eizelle.

Das Verhalten des Bauchkanalkerns.

Nach Hutchinson (1915) verschmilzt häufig bei *Abies balsamea* der zweite Spermakern mit dem Bauchkanalkern. Der Kern der Bauchkanalzelle tritt durch die Zellwand in die Eizelle hinüber, vergrößert sich und verschmilzt mit einem der männlichen Kerne; durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen bildet sich hieraus ein Zellkomplex, der als Bauchkanalproembryo bezeichnet wurde.

Auch bei *Ephedra trifurca* finden wir nach Land (1907) zahlreiche irreguläre Spindelfasern, die wahrscheinlich von dem zweiten Spermakern stammen. Möglicherweise ist auch der Bauchkern hierbei beteiligt. Später erscheinen hier eine Anzahl kleiner Zellen. Dies Vorkommen hat Anlaß zu einem Vergleich mit dem Endosperm der Angiospermen gegeben.

Von Herzfeld (1922) wurde festgestellt, daß der zweite Spermakern bei *Ephedra campylopoda* Mey stets mit dem Bauchkanalkern ver-

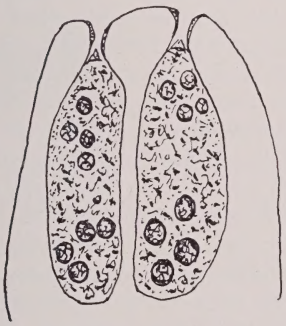


Abb. 158. *Abies balsamea.* Proembryobildung aus Eikern und Bauchkanalkern. Vergr. 510. (Nach Hutchinson 1915.)

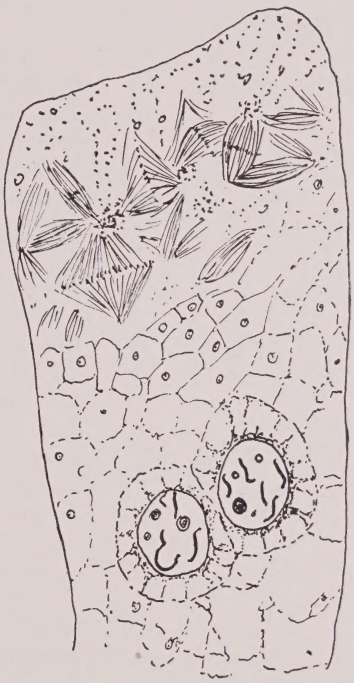


Abb. 159. *Ephedra trifurca.* Oberer Teil der Eizelle nach der Befruchtung mit Kernspindeln. Unten zwei Proembryonalzellen. Vergr. 500. (Nach Land 1907.)

schmilzt. Dieser Vorgang wird als „doppelte Befruchtung" bezeichnet und damit in Parallele gestellt zu dem „doppelten" Befruchtungsvorgang der Angiospermen. Ich glaube hier ausdrücklich feststellen zu müssen, daß ich mich nicht damit einverstanden erklären kann, derartige anscheinend analoge Erscheinungen durch eine gleiche Bezeichnung als Homologien festzulegen. Ein solches Bestreben erwächst aus dem Wunsche heraus, die Angiospermen an die höchst entwickelten Gymnospermen direkt anzuschließen; nach meiner Auffassung handelt es sich aber bei den Gymnospermen und Angiospermen um Entwicklungsvorgänge, die wahrscheinlich auf eine gemeinsame ältere Stammform zurückzuführen sind. Die Bauchkanalzelle wird durch die Teilung der Zentralzelle gebildet

und nachdem die Zellbildung bei diesem Teilungsvorgang eingestellt ist, haben wir eine zweikernige Zelle, deren einer Kern — der Eikern — phylogenetisch eine ausgesprochene Affinität zu einem Spermakern besitzt. Es verbleiben dann in der Zelle noch der Bauchkanalkern und der zweite Spermakern, die, wie es in mehrkernigen Zellen meistens der Fall ist, die Tendenz haben, miteinander zu verschmelzen. Wenn aus diesem Kopulationskern nun ein „zweites" „Nährgewebe", ich möchte den Ausdruck Endosperm vermeiden, hervorgeht, so ist dies etwas ganz anderes als das Endosperm der Angiospermen, das als Prothalliumentwicklung anzusehen ist.

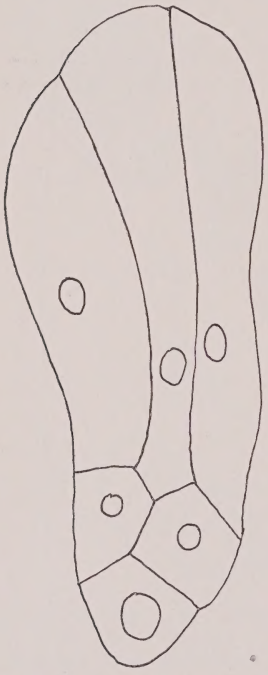


Abb. 160. *Torreya taxifolia.* Proembryo. Vergr. 460. (Coulter und Land 1905.)

Die Anlage des Proembryos.

Durch die Teilungen des befruchteten Eikerns werden eine Anzahl freier Kerne in der ursprünglichen Eizelle gebildet. Doch gibt Sedgwick (1924) für *Encephalartos* an, daß der Proembryo zuerst völlig zellig ausgebildet sei mit festen Zellwänden, wir haben hier also noch den primitiven Typus. Dann findet Zellwandbildung um diese Kerne statt. Man nennt dies zellige Gebilde nunmehr „Proembryo" und unterscheidet an diesem meistens drei verschiedene Stockwerke. Das oberste bleibt mit der früheren Eizelle in dauernder Verbindung, das mittlere Stockwerk wächst zu langen Schläuchen aus und wird als Suspensor oder Embryoträger bezeichnet; die kopfförmige Zellgruppe an der Spitze bildet später den Embryo. Aus dieser Zellgruppe gehen Keimblätter und Wurzel des Embryos hervor, während der Suspensor später degeneriert.

Bezüglich der freien Kernteilung im Proembryo zeigen sich bei den Gymnospermen wesentliche Unterschiede. Bei *Ginkgo*, *Cycas* und *Zamia* werden durch acht aufeinanderfolgende Teilungsschritte 256 freie Kerne gebildet, bevor die Zellwandbildung einsetzt. Bei den *Coniferen* ist die Zahl der Teilungsschritte wesentlich herabgesetzt, so daß z. B. *Taxus* zweiunddreißig, *Cephalotaxus*, *Podocarpus* und *Taxodium* sechzehn, *Thuja* acht und *Pinus* vier freie Kerne bilden. Wenn schon diese Zahlen die Regel bilden, so gibt es doch bei den höherstehenden Arten Ausnahmen, z. B. kann bei *Podocarpus* die Zellwandbildung schon nach der dritten Teilung einsetzen, obgleich sie meist erst nach der vierten auftritt. Bei *Taxus* hingegen kann sie statt nach dem vierten nach dem fünften Teilungsschritt auftreten.

Eine weitere Reduktion der freien Kerne findet sich bei den *Gnetales*. *Ephedra* zeigt manchmal noch eine Teilung, so daß nur zwei freie Kerne gebildet werden, und bei *Gnetum* und *Tumboa* tritt überhaupt keine freie Kernteilung mehr auf, so daß diese völlig mit den Angiospermen hierin übereinstimmen, wo auch gleich nach der ersten Teilung der Eizelle eine Zellwand angelegt wird. Der Sprung von 256 freien Kernen bei *Zamia* usw.

zu den zweiunddreißig Kernen von *Taxus* ist nur scheinbar groß, da es sich in Wirklichkeit nur um den Ausfall von zwei Kernteilungsschritten handelt.

Eine weitere Differenzierung findet sich in der Verteilung der freien Kerne. Bei *Ginkgo* sind alle Kerne gleichmäßig verteilt und durch die Zellwandbildung im Proembryo wird die ganze Eizelle mit einem Gewebe ausgefüllt. Bei *Cycas* wird eine zentrale Vakuole und eine Ansammlung an der Basis gebildet. Bei *Zamia* entsteht keine zentrale Vakuole, die Kerne liegen

Abb. 161. *Thuja occidentalis* L. a Teilung des Bauchkanalkerns im oberen Teil der Eizelle; nur drei von den vier Kernen sind zu sehen. Unten der Proembryo, dessen Suspensorzellen sich zu verlängern beginnen. b Proembryo mit weiterer Streckung der Suspensorzellen. Vergr. 425. (Nach Land 1902.)

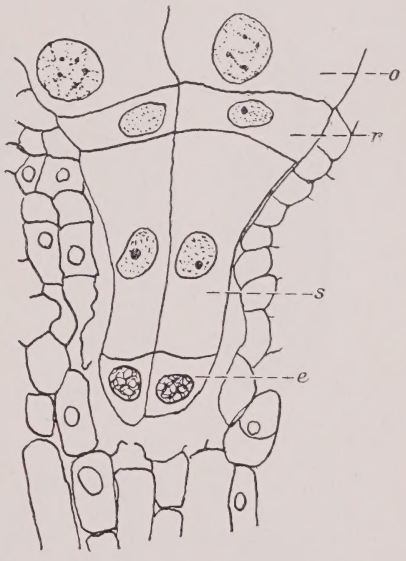


Abb. 162. *Pinus Banksiana.* Schnitt durch die Basis des Archegoniums mit den oberen in der früheren Eizelle liegenden Kernen (= o) der Rosette (= r), dem Suspensor (= s) und dem Embryo (= e). Vergr. 300. (Nach Buchholz 1918.)

daher auch nicht in einem wandständigen Zytoplasma; die Zellwandbildung findet aber nur an der Basis statt, wie bei den *Coniferen.*

Die Mitosen der freien Kernteilungen des Proembryos von *Zamia* zeichnen sich nach Coulter und Chamberlain (1903) dadurch aus, daß die ganze Spindel innerhalb der Kernmembran gebildet wird, bis das Stadium der Anaphase erreicht ist.

Vielleicht teilen sich auch einige der Kerne im oberen Teile des Proembryos, der nicht zur Bildung des Embryos verwendet wird, durch Amitose, worauf die amöboide Form und unregelmäßige Größe der Kerne hinweist.

Bei *Stangeria paradoxa* finden nach Chamberlain (1916) zwei Perioden der freien Kernteilung im Proembryo statt. Die erste umfaßt

neun oder zehn gleichzeitige Teilungsschritte und erstreckt sich über die ganze ehemalige Eizelle; bei der zweiten Periode finden nur zwei bis drei

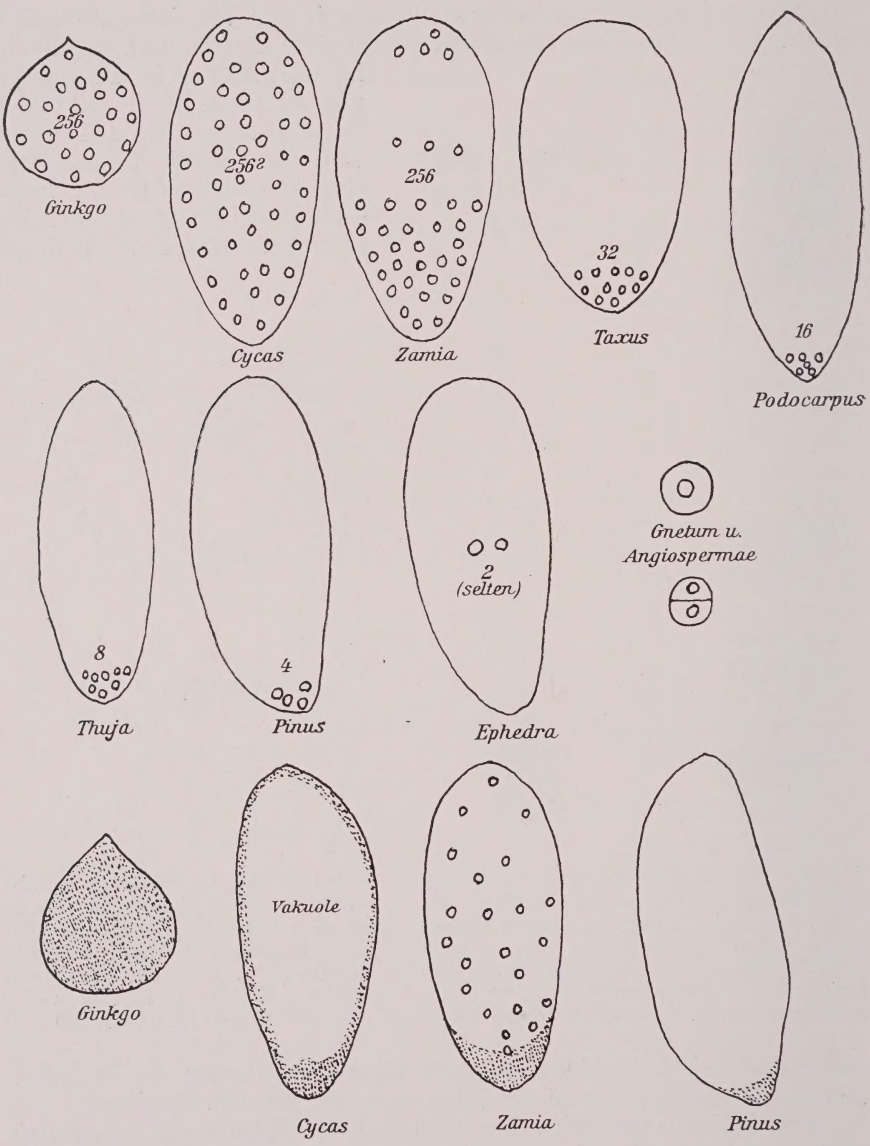


Abb. 163. Schematische Zeichnung der Ausdehnung der freien Kernbildung und Zellwandbildung bei den Gymnospermen. Die schraffierten Teile der vier unteren Figuren zeigen die Ausdehnung der Zellwandbildung.
(Nach Coulter und Chamberlain 1905.)

Teilungsschritte statt, die auf den unteren Teil des Proembryos beschränkt sind. Durch diese letzten Teilungen wird der Embryo und der Suspensor gebildet.

Eine bemerkenswerte Reduktion findet sich bei der Embryobildung von *Abies balsamea*, nach Hutchinson (1924). Es findet sich hier nur die obere, frühere Eizelle und eine untere Etage, die den eigentlichen Embryo bildet. Nur selten wird eine dritte Etage eingeschoben, die man als Rosette oder als Suspensor auffassen kann. Häufig findet sich noch Polyembryonie durch Spaltung der Embryoanlage. Wir sehen auch hier wiederum, daß teils vorgeschrittene, teils primitive Verhältnisse bei *Abies* nebeneinander bestehen.

Nach Ikeno (1898) teilen bei *Cycas revoluta* eine Anzahl der freien Zellkerne im oberen Teil des Archegonismus und nahe den Halszellen sich amitotisch. Sehr selten ist die amitotische Kernteilung im Archegonium nicht allein auf den oberen Teil derselben beschränkt; sie erstreckt sich auch auf die tiefer gelegenen Schichten; dies dürfte jedoch als ein anormaler Vorgang zu deuten sein.

Die Embryobildung bei *Ephedra altissima* findet nach Strasburger (1872) in der Weise statt, daß zuerst durch freie Kernteilung bis zu acht Kerne gebildet werden. Zwei bis acht hiervon, die nicht an das untere Ende der Eizelle wie bei den andern Gymnospermen wandern, umgeben sich mit Plasmastrahlungen und bilden eine kugelförmige Membran um sich herum. Es werden hier also eine Anzahl von Plasmapartien aus der Zelle ausgeschnitten und jede so entstandene Zelle wächst dann zu einem schlauchförmigen Embryo aus. Die freie Kernteilung bis zu acht Kernen entspricht hier dem normalen Verhalten bei der Proembryobildung der meisten *Coniferen*; die Progression besteht aber darin, daß jeder dieser freien Kerne gewissermaßen wieder als befruchteter Eikern funktioniert. Für *Ephedra trifurca* schildert Land (1907) das gleiche Verhalten, während bei *Ephedra distachya* nach Berridge und Sanday (1907) die Kerne in den Basalteil wandern und sich hier erst mit einer Membran umgeben.

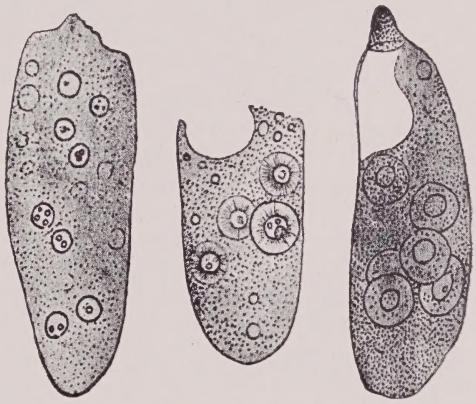


Abb. 164. *Ephedra altissima*. Eizellen nach der Befruchtung. a mehrere freie Kerne. b um einzelne bilden sich in bestimmter Entfernung Zellwände aus. c die jungen Zellen sind fertig abgegrenzt. Vergr. 95. (Nach Strasburger.)

Bei *Ephedra trifurca* bilden sich nach Land (1907) zuerst in der sich weiter zum Proembryo entwickelnden Zelle zwei freie Kerne, diese sind zuerst von gleicher Größe, doch bald wird der eine von ihnen wesentlich größer als der andere. Infolge Vakuolenbildung in der Zelle werden beide Kerne an die Seite gedrängt (wenn ein mikropylar gelegener Kern sich zum Proembryo entwickelt) oder an die Basis der Zelle (bei Weiterentwicklung eines unteren Kerns), dann bildet sich der Suspensorschlauch, in welchen der größere Kern zuerst wandert, darauf schnürt sich das Plasma von beiden Seiten ein und es wird so eine Trennungswand zwischen Suspensor- und Embryozelle gebildet.

Bei *Tumboa* und *Gnetum* findet bei der Embryobildung nicht mehr die Bildung freier Kerne statt, sondern die Eizelle bildet gleich nach der ersten Kernteilung eine Zellwand aus, wodurch eine terminale Embryozelle abgeschieden wird. Bei *Tumboa* ist insofern noch ein Übergang festzustellen, als die erste Kernteilung zwei freie Kerne liefert, zwischen denen dann

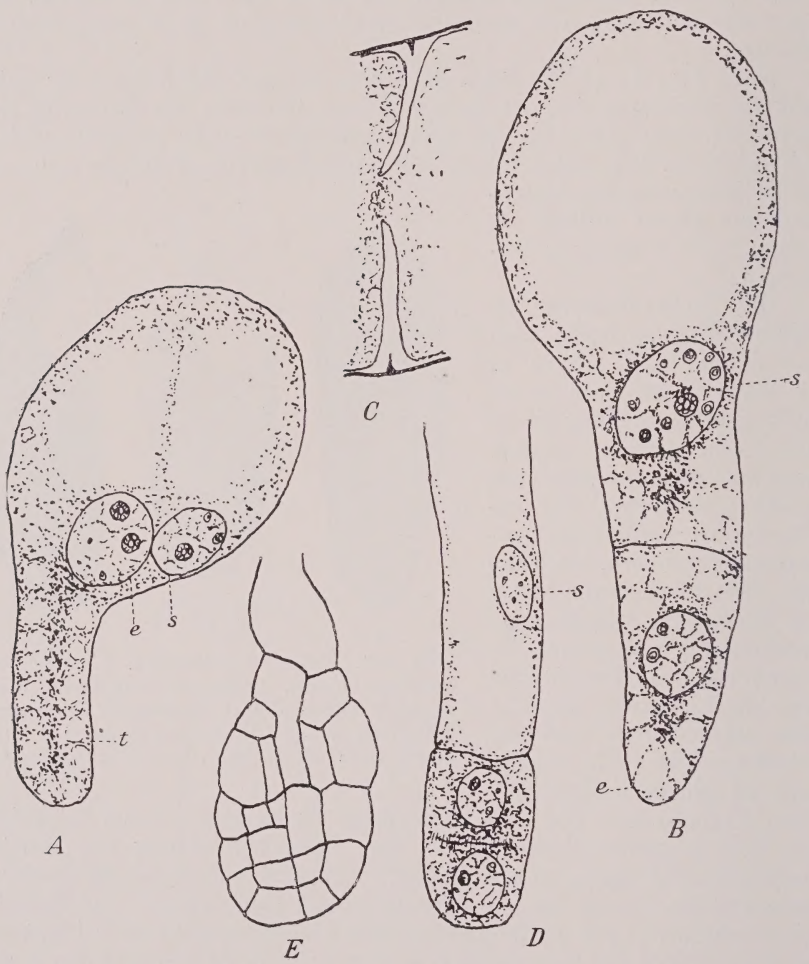


Abb. 165. *Ephedra trifurca.* Entwicklung des Embryos. A Proembryo mit zwei freien Kernen (s Suspensorkern, e Embryokern) und Suspensortubus (t). B späteres Stadium, Suspensor (s) und Embryo (e). C beinahe vollendete Wandbildung, die Suspensor und Embryo trennt. D Teilung der Embryoinitiale. E späteres Stadium des Embryos. Vergr. A, B, D 500, C 1900, E 250. (Nach Land 1907.)

später eine Zellwand angelegt wird, deren Phragmoplast aber zu der Spindel der ersten Teilung in keiner Beziehung steht.

Damit ist der sogenannte Proembryo entstanden, dessen fortwachsender Scheitel von dem zunächst nur aus wenig Zellen bestehendem Embryo gebildet wird. Die weiter zurückliegenden Zellen strecken sich stark und schieben als Embryoträger oder Suspensor den Embryo in das Prothallium

hinein, das jetzt auch Endosperm genannt wird und als Nährgewebe für den heranwachsenden Embryo dient.

Bei *Taxodium* wandert nach Coker (1903) und bei *Taxus* nach Jäger (1899) der befruchtete Eikern zur Basis der Eizelle, bevor die Kernteilung beginnt, während dies z. B. bei *Cunninghamia* nach Miyake (1910) nicht der Fall ist. Verschieden lauten auch die Angaben hierüber bei anderen *Coniferen*.

Bei den *Cycadales* teilt sich der Keimkern durch acht oder mehr gleichzeitig verlaufende Teilungsschritte, wodurch 256 oder mehr freie Kerne gebildet werden. Diese begeben sich zum Teil in das untere Ende der Eizelle, wo Zellwandbildung zwischen ihnen eintritt. Hierdurch wird der Proembryo gebildet, dessen fortwachsender Scheitel von dem zunächst nur aus wenig Zellen bestehenden Embryo gebildet wird. Die weiter zurückliegenden Zellen strecken sich stark und bilden den Suspensor, der nun den Embryo weiter in das Gewebe des Prothalliums hineinschiebt.

Bei *Encephalartos* bilden sich nach Sedgwick (1924) zuerst 1024 freie Kerne. Der Proembryo ist vollkommen zellig ausgebildet, mit festen Zellwänden; er zeigt Suspensor und Embryo. Später tritt eine Vakuole hinter dem fortwachsenden Scheitel des Proembryo auf und das Gewebe wird resorbiert, während am Scheitel die Differenzierung von Kotyledonen und Stammscheitel erfolgt.

Ein Vergleich von *Encephalartos* mit den übrigen *Cycadeen* ergibt zunächst nach morphologischen Gesichtspunkten die Entwicklungsreihe: *Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos*, *Stangeria*, *Dioon*, *Zamia*. Diese Reihe findet in der spezifischen Ontogenese ihre Bestätigung. Die primitiven Gattungen zeigen einen vollkommen aus Zellgewebe aufgebauten Proembryo (*Cycas*, *Macrozamia*, *Encephalartos*), bei den weiteren Gattungen ist Zellgewebe nur für Suspensor und Embryo nachweisbar (*Stangeria*, *Dioon*) und bei der in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen Gattung erfährt nur der Embryo selbst zellige Ausbildung (*Zamia*). Die noch nicht daraufhin untersuchte *Bowenia* wird an den Anfang der Reihe gehören.

Für *Ceratozamia mexicana* gibt Smith (1907) an, daß die aus verschiedenen Archegonien sich entwickelnden Embryoanlagen oder bereits die Suspensoren zusammentreten und einen einheitlichen Embryo ausbilden.

Möglicherweise vermehren sich nach Coulter und Chamberlain (1903) viele Kerne im oberen Teile des Proembryos von *Zamia* auf amitotischem Wege, denn diese Kerne haben oft unregelmäßige Größe und amöboide Form.

Während bei *Zamia* nur eine Periode der freien Kernteilung zu finden ist, beginnt bei *Cycas* nach Treub (1884) und Ikeno (1898), nachdem sich das Plasma an der Basis konzentriert hat, eine zweite Periode der freien Kernteilung.

Bei *Ginkgo* werden zuerst 256 freie Kerne in der Eizelle gebildet; diese liegen aber nicht wandständig, da sich keine zentrale Vakuole bildet, sondern sind im Zytoplasma mehr oder weniger gleichmäßig verteilt. Dann setzt Wandbildung ein und die Eizelle ist von einem gleichmäßigen Gewebe kleiner Zellen angefüllt. Bald bildet sich aber in dem unteren Drittel ein kleinzelliges Meristem aus, in welchem sich bald die Vegetationspunkte für den Stamm und die Wurzel erkennen lassen. Die Zellen in den oberen zwei Dritteln der Eizelle sind als Proembryo anzusprechen, ein differenzierter Suspensor wird nicht ausgebildet.

Von Cook (1902, 1903) wurde für *Ginkgo* Polyembryonie zu 2 % nachgewiesen.

Während bei *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Pseudotsuga* aus jedem befruchteten Archegonium stets nur ein einheitlicher Embryo hervorgeht, spalten sich bei *Pinus* und *Cedrus* gleichmäßig während des ganzen Verlaufs der Embryoentwicklung, bei *Tsuga* in vorgeschritteneren Stadien derselben, die Embryoanlagen, so daß z. B. bei *Pinus* jedes der befruchteten Archegonien vier Embryonen liefert. Der am besten ernährte verdrängt jedoch sämtliche anderen, so daß der fertig ausgebildete Samen schließlich in der Regel nur einen Embryo führt.

Bei *Pinus Laricio* wandern z. B. die aus der zweifachen Teilung des Keimkerns entstandenen vier Kerne ebenfalls in die Basis der Keimzelle, ordnen sich in einer Fläche nebeneinander an und teilen sich wieder. Zwischen diesen acht Kernen, die in zwei Stock-

Abb. 166. *Pinus Banksiana.* Embryonen und Suspensoren. Vergr. 80. (Nach Buchholz 1918.) s Suspensor, e_1 erster Embryonalschlauch, r Rosette, p Basalwand.

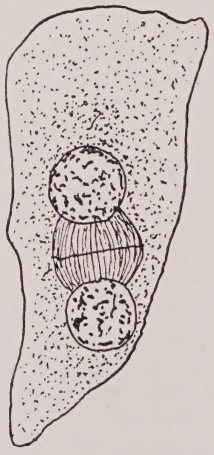


Abb. 167. *Sequoia sempervirens.* Erste Teilung der befruchteten Eizelle. Zellwandbildung zwischen den beiden Tochterkernen. Vergr. 500. (Nach Lawson 1904.)

Abb. 168. *Sciadopitys verticillata.* Sekundäre Suspensoren (Embryonalschläuche). (Nach Arnoldi 1910.)

werken übereinander liegen, bilden sich zunächst Querwände, dann Längswände aus; so entsteht ein achtzelliger Proembryo. Die vier oberen Zellen bleiben jedoch gegen die Keimzelle hin offen, so daß ihr Plasma mit dem Keimzellplasma in Verbindung steht. Diese vier oberen Zellen treten zunächst in Teilung ein. Darauf folgt Teilung der vier unteren Zellen. Der Proembryo besteht demnach jetzt aus vier Etagen von je vier Zellen. Das oberste Stockwerk bildet den Abschluß der Keimzelle. Die drei übrigen

beteiligen sich an der weiteren Entwicklung in der Art, daß das obere, wohl als Rosette bezeichnete, durch eine stärkere Wand, die Basalplatte, völlig gegen die ursprüngliche Eizelle abgeschlossen wird. Das mittlere wächst zum Embryoträger oder Suspensor aus und schiebt die letzte, zur Embryobildung bestimmte Etage vor sich her in das mit Nährstoffen gefüllte Prothalliumgewebe oder Endosperm hinein.

Die Suspensorzellen mit den jungen Embryoanlagen spalten sich nach Buchholz (1918) bei *Pinus* ausnahmslos auseinander, so daß jedes befruchtete Archegonium vier Embryonen liefert und bei der durchweg erfolgenden Befruchtung von mehreren Archegonien eine außergewöhnlich starke Polyembryonie die Regel ist. Eine Querteilung der Suspensorzellen findet nicht statt, doch nehmen die an den Suspensor stoßenden oberen ein bis drei Reihen von Embryozellen als „Embryonalschläuche" an der weiteren Verlängerung lebhaften Anteil, was insofern von Bedeutung ist, als nur der am weitesten in das Prothallium eingedrungene Embryo Aussicht hat, als alleiniger Embryo erhalten zu bleiben.

Die Proembryobildung von *Sequoia sempervirens* stellt unter den *Pinaceen* einen Ausnahmefall dar. Wir finden hier nämlich nicht die Bildung von freien Kernen in der Eizelle, sondern gleich bei der ersten Teilung wird eine Zellwand gebildet. Durch die folgenden Teilungen bildet sich eine Reihe von fünf Zellen, von denen die unterste den Embryo und die zweitunterste den Suspensor bildet. Die Ausscheidung der freien Kernbildung und die vollständige Ausfüllung der Eizelle durch wenige embryonale Zellen steht bisher völlig vereinzelt da.

Bei *Sciadopitys* haben wir wie bei *Pinus* die große ursprüngliche Eizelle, die Rosette, den Suspensor und die Embryozellen; die letzteren bilden aus ihren mittleren Lagen den Embryonalschlauch und lassen zwischen diesen Embryonalschläuchen und den Suspensoren je eine Reihe kleinerer Zellen bestehen.

Von den drei Etagen des Proembryo von *Agathis australis* soll nach Eames (1913) die mittlere den eigentlichen Embryo, die obere den Suspensor und die untere eine Art Schutzkappe bilden.

Das Verhalten der Prothalliumkerne.

Von besonderer Bedeutung erscheint mir der von Wóycicki (1923) mitgeteilte Befund, daß nach der Befruchtung sich ein neuer Schub von Kernteilungen im Prothalliumgewebe (= Endosperm!) einstellt, wodurch die betreffenden Prothalliumzellen zwei und vier Kerne erhalten, Zellwände werden nicht gebildet. Die Tatsache, daß in späteren Stadien viele Zellen des Prothalliums mehrzellig sind, ist auch schon früheren Beobachtern aufgefallen, sie wurde aber nicht in eine unmittelbare Beziehung zur Befruchtung gebracht. Wir können also hier mit dem gleichen Rechte von einer fraktionierten Endospermbildung reden, wie bei den Angiospermen. Ich möchte jedoch ausdrücklich betonen, daß uns diese Beobachtung kein Recht gibt, für eine Entstehung der Angiospermen aus den Gymnospermen einzutreten, sondern sie zeigt eben, daß in den verschiedensten Verzweigungen des Stammbaums gleichartige Entwicklungstendenzen zum Ausdruck kommen. Allerdings lassen uns diese Tatsachen nunmehr die Endospermbildung der Angiospermen als etwas nicht Spezifisches, sondern als eine allgemeine Entwicklungstendenz ansehen.

Die Entwicklungstendenzen.

Die Entwicklungstendenzen, welche bei der Befruchtung der Gymnospermen zum Ausdruck kommen, sind durch die Ausgestaltung des männlichen und weiblichen Gametophyten festgelegt und auch dort bereits besprochen.

Von systematischer Bedeutung ist die Anlage des Proembryos. Die Bedeutung des zelligen Proembryos bei den *Cycadales* ist bereits besprochen.

Bei den *Cycadales* werden normalerweise 256, bei *Dioon* und *Encephalartos* sogar 512 oder 1024 freie Kerne gebildet, ehe Wandbildung eintritt, bei den *Ginkgoales* ebenfalls. Bei den *Coniferen* wird die Zahl der gleichzeitig erfolgenden Kernteilungsschritte herabgesetzt, so daß z. B. bei *Podocarpus* 16, bei *Phyllocladus* 8 freie Kerne gebildet werden, ehe Wandbildung einsetzt. Ferner z. B. bei *Cephalotaxus* 16, bei *Torreya* 4, bei *Taxus* 32, bei *Picea* 8, bei *Thuja* 8, bei *Agathis* 32 oder 64, *Araucaria* 32 oder 64, *Abies* 8, *Pinus* 8, *Cunninghamia* 8, *Sequoia* 0, *Callitris* 8, *Libocedrus* 8, endlich bei *Ephedra* 2, *Tumboa* 0, *Gnetum* 0. Wir sehen also hier eine stets fortschreitende Reduktion bei der Bildung der freien Kerne im Proembryo.

Ebenfalls von Bedeutung ist die Lagerung der proembryonalen Kerne. Bei *Ginkgo* sind die Kerne in der Eizelle gleichmäßig verteilt, bei *Cycas* ist eine große zentrale Vakuole mit gleichzeitiger Anhäufung der Kerne an der Basis, bei *Zamia* sind die Kerne im Plasma verteilt unter gleichzeitiger Anhäufung an der Basis, bei den *Coniferen* gruppieren sich mit Ausnahme von *Sequoia* die Kerne an der Basis. Bei *Ephedra* läßt sich ebenfalls noch die Lagerung der beiden Kerne an der Basis feststellen.

Eine besondere Stellung nimmt *Gnetum*, im besonderen *Gn. gnemon* ein, da hier die basalen Kerne später das Endosperm bilden und so vielleicht eine Analogie zu dem Verhalten der Angiospermen darstellen.

Nach Buchholz (1920) kann man bei den *Abietineae* eine Reihe aufstellen mit *Pinus* an einem, *Pseudotsuga* am andern Ende auf Grund des Vorkommens von Polyembryonie durch Spaltung des Proembryo, der Rosettenembryonen und der Apikalzelle. Die Rosettenembryonen und ihre Anlagen, die Rosettenzellen, werden in der Reihenfolge *Pinus-Pseudotsuga* allmählich ausgeschieden. Buchholz sieht die Polyembryonie durch Spaltung, Rosettenembryonen und die Apikalzelle als primitive Typen in der Embryoentwicklung an.

Der männliche Gametophyt der Angiospermen.

Die Tapetenzellen.

Der Querschnitt durch eine junge Anthere zeigt uns die vier Pollenfächer und das Gefäßbündel des Konnektivs. Die Wandung der Pollensäcke besteht aus der Epidermis, darauf folgt eine Zellschicht, die sich später zu der Faserschicht entwickelt, dann kommt eine Zellschicht, die bei der Entwicklung der Faserschicht von dieser verdrängt wird, und nach innen wird der Pollensack durch die Tapetenschicht ausgekleidet.

Während bei den Farnen, aber auch noch bei den *Cycadales* und den *Coniferen*, die Epidermis als Schleuderorganismus ausgebildet ist, finden

wir bei *Ginkgo* und den Angiospermen, daß die inneren Schichten oder eine innere Schicht diese Funktion übernimmt. Wir können die erstere Ausbildung als ektokinetisch, die zweite als endokinetisch bezeichnen.

Eine Ausnahme macht aber unter den Angiospermen die *Loranthacee Arceuthobium*. Hier ist die Epidermis der Anthere nach Pisek (1924) (dort auch die früheren Angaben) als Öffnungsmechanismus ausgebildet; es liegt also ein richtiges Exothecium vor.

Zwischen Epidermis und Archespor werden bei *Aceuthobium* nur zwei, anfangs ganz gleich aussehende Lagen von Schichtzellen angelegt. Die Elemente der inneren Lage vergrößern sich und strecken sich später oft etwas radial, sie liefern in ihrer Gesamtheit ein typisches Tapetum. Die äußere Zellschicht wird mit zunehmender Masse von Archespor und Tapetum frühzeitig tangential stark zusammengepreßt oder gedehnt, bleibt aber noch in der reifen Anthere erkennbar.

Die Staubbeutel stellen Mikrosporangien dar und die sich in ihnen entwickelnden Pollenkörner sind als Mikrosporen aufzufassen. Durch der Oberfläche parallel gehende Teilungen der auf die Epidermis folgenden Zellschicht wird die Bildung des Pollen bildenden Gewebes eingeleitet. Die innere Lage dieser Zellen liefert nach Abgabe der Tapetenzellen in weiteren Teilungen die Pollenmutterzellen.

Die Tapetenzellen, die die Innenwand der Staubbeutel bilden, zeichnen sich vor anderen somatischen Zellen dadurch aus, daß sie meistens mehrkernig sind. Gewöhnlich enthalten sie zwei oder vier Kerne, die sich aneinanderlegen und häufig verschmelzen. Diese Kerne entstehen aus ihrem Mutterkern durch normale Mitose, nicht auf amitotischem Wege, was man wegen der Ähnlichkeit der Verschmelzungsstadien mit Amitosen früher annahm. Solche bivalente oder syndiploide bzw. tetraploide Kerne besitzen das Vermögen, sich weiter mitotisch teilen zu können, wir sehen dann in den Teilungsstadien die doppelte Anzahl der normalen Chromosomenzahl.

Bonnet (1912) ist der Überzeugung, daß sich der Kern einer jeden Tapetenzelle mitotisch teilt und dieser ersten Kernteilung dann bald eine zweite folgt. So entstehen vier Kerne in jeder Zelle, und diese würden den vier Kernen entsprechen, die aus einer Pollenmutterzelle stammen. Daher kann man die Tapetenzellen am besten als steril gewordene Archesporzellen auffassen und auch das Studium pollensteriler Gewächse spricht sehr für diese Auffassung. Ausnahmen von der Vierzahl der Kerne sind ebenso wie zahlreiche Unregelmäßigkeiten bei den Mitosen (z. B. bei *Fuchsia*) als sekundäre Abweichungen vom Normaltypus anzusehen. Alle für die Tapetenzellen beschriebenen Amitosen sind höchstens als Pseudoamitosen zu betrachten. Kernverschmelzungen sind äußerst häufig, ihnen geht oft noch eine eigentümliche, in der Chromatinverteilung sichtbar werdende „Polarisierung" der Kerne voraus. Regulative Chromosomenreduktionen finden in den plurivalent gewordenen Kernen nicht statt.

Da die mitotische Vermehrung der Kerne in den Tapetenzellen, soweit diese, was ja meist der Fall ist, mehrkernig werden, sich schon frühzeitig vollzieht, eine Zellteilung dieser Kernteilung aber nicht folgt, so trifft man schon im Stadium der Pollenmutterzellen die mehrkernigen Zustände in den Tapetenzellen an. Kernteilungen erfolgen in diesen dann nur noch vereinzelt, wohl aber liegen die Kerne derselben Zelle meist einander an und zeigen vielfach auch Stadien der Verschmelzung. Innerhalb der nicht

in Mitose befindlichen Tapetenzellenkerne sind Chromatinkörner von fast gleicher Größe in annähernd übereinstimmenden Abständen an der Kernwandung verteilt. Wenige nur, wenn überhaupt, befinden sich im Kerninnern. Ein zartes Liningerüst ist zwischen diesen Chromatinkörnern zu erkennen. Aussehen und Verteilung dieser Chromatinkörnchen stimmt mit dem gleichen Befunde in sezernierenden Drüsenzellen überein, die zum Teil schon Veranlassung zur Verwechslung mit dem Diakinesestadium gegeben haben.

Für den Teilungsvorgang pflegen sich die Kerne der Tapetenzellen, auch wo sie zuvor aneinander hafteten, zu trennen. Ein vollkommeneres Verschmelzungsprodukt führt hingegen als Einheit seine Teilung aus und liefert dann entsprechend große Teilungsfiguren (vgl. Abb. 61).

Die Verschmelzung der Kerne der Tapetenzellen kann auch während des Spindelstadiums erfolgen; derartige Kernverschmelzungen wurden z. B. von Guignard (1898) in den Tapetenzellen von *Magnolia Yulan* beschrieben (vgl. Abb. 73).

Stets befinden sich alle Kerne einer Tapetenzelle in derselben Teilungsphase, doch ist hervorzuheben, daß trotz des völlig übereinstimmenden Aussehens der einzelnen Zellen in der sich weitenden Tapete und trotz der jedenfalls völlig gleichen Einflüsse, denen sie im Pollenfach ausgesetzt sind, sie einzeln ihre Bestimmungsfähigkeit für die karyokinetischen Vorgänge behalten, im Gegensatz zu dem stets gleichen Stadium sämtlicher Pollenmutterzellen.

Bonnet (1912) untersuchte die Kernverschmelzungen in den Tapetenzellen von *Yucca gloriosa*, *Hyoscyamus albus* und einer *Fuchsia* und stellte fest, daß die Chromosomen der polyploiden Kerne wesentlich größer waren, als die der normalen somatischen Kerne, er bringt die Chromosomengröße mit der besonderen Größe der Tapetenkerne in Beziehung.

Wenn die Tetraden zerfallen sind und die einzelnen Pollenkörner sich abrunden, erblicken wir die Tapetenzellen zum großen Teil bereits im Stadium der Desorganisation. Auf dem Querschnitt stellen sie sich als verhältnismäßig sehr große Zellen dar, mit gekörntem Inhalt und meist zwei Kernen. In das Innere des Pollensacks wölben sich die Tapetenzellen rundlich hinein; die Kerne liegen an der Basis der Zellen, also vom Lumen des Pollensackes abgewandt. Kernteilungen der Kerne der Tapetenzellen findet man recht selten. Auf Flächenschnitten der Tapetenzellen findet man manchmal eine größere Anzahl von Kernen. Bei der Desorganisation der Tapetenzellen bleiben die Kerne am längsten erhalten, sie lassen aber keine Struktur mehr erkennen und lösen sich allmählich völlig auf. Ihr Material wird anscheinend von den jungen Pollenkörnern verwandt, zum Teil dienen sie auch zum Aufbau der harzigen, öligen Substanzen, die manchen Pollenkörnern anhaften.

Bei dem Desorganisationsvorgang können auch Amitosen auftreten, wie wir dies in vielen Fällen auch sonst bei Zellen mit durch Kernverschmelzung entstandenen polyploiden Kernen sehen.

Während wir im allgemeinen finden, daß die Tapetenzellen in ihrer ursprünglichen Lagerung der Desorganisation anheimfallen, was gewöhnlich erst nach der Tetradenbildung der Pollenmutterzellen stattfindet, beobachten wir bei einigen Familien der Monokotylen und Dikotylen ein anderes Verhalten. Es beginnen hier nämlich die Tapetenzellen gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten an zahlreichen voneinander unabhängigen Stellen

zu verschmelzen, so daß verschieden große Nester von Fusionszellen entstehen.

Strasburger (1882) beschreibt die Entwicklung eines derartigen kernreichen Plasmodiums für *Arum maculatum*. Gleich nach der Bildung der jungen Pollenkörner und Auflösung der Wände der Tetraden wandert die doppelte Schicht von Tapetenzellen, ihre Selbständigkeit aufgebend, zwischen die jungen Pollenzellen ein. Dieselben erscheinen hierauf in einem gleichmäßigen, fein granulierten Protoplasma eingebettet. Dieses Protoplasma füllt lückenlos den ganzen Raum zwischen den Körnern aus. Es ist leicht, in der feinkörnigen Substanz die Zellkerne der Tapetenzellen wieder zu finden. Dieselben zeigen sich etwas vergrößert und von ziemlich unregelmäßiger Gestalt. Sie halten sich zum Teil in der Peripherie des Faches, teils zwischen den Pollenkörnern auf.

Für *Arum maculatum* gibt Rosenberg (1901) ebenfalls viele freie Kerne zwischen den Pollenkörnern an, desgleichen Campbell (1900) für *Dieffenbachia Seguine*, Duggar für *Symplocarpus foetidus* und *Peltandra undulata*, ferner für die *Helobiae* Campbell (1897), Rosenberg (1901), Murbeck (1902).

Von Rosenberg, Campbell und Caldwell (1899) werden die Kerne des Periplasmodiums wenigstens zum Teil als steril gewordene und aufgelöste Archesporzellen aufgefaßt und so in Gegensatz zu den Tapetenzellen gebracht. Tatsächlich entstammen diese Kerne der Tapetenschicht.

Ausführliche Untersuchungen über die Periplasmodienbildung der Angiospermen stellte Tischler (1914) an. Er stellte fest, daß das Einwandern des Inhaltes der Tapetenzellen nur bei den *Spathiflorae*, *Helobiae* und *Commelinaceen* stattfindet. Bereits während der Synapsis der Pollenmutterzellkerne werden die Wände der Tapetenzellen gelöst; während der Tetradenteilung erfolgt das Einwandern ihres Inhalts ins Pollenfach unter Bildung eines Plasmodiums, das eine morphologische und ernährungsphysiologische Einheit darstellt. Die Kerne dieses Plasmodiums erfahren dabei starke Veränderungen in Form und Struktur, die auf Stoffwechselvorgänge schließen lassen, wie wir sie für „drüsige" Gewebe annehmen. Eine Vermehrung der Kerne dürfte nicht mehr vorgenommen werden, eine Fusion zweier zu einem nur ausnahmsweise vorkommen. Das fertige Plasmodium, das den Zwischenraum zwischen den jungen Pollenkörnern lückenlos ausfüllt, hat in seinem Plasma gegen vorher ein etwas verändertes Aussehen. Auch die Kerne haben jetzt die Struktur von „Ruhekernen" angenommen. Mit dem weiteren Wachstum der Pollenkörner geht eine allmähliche Resorption des Plasmodiums Hand in Hand. In den reifen Antheren sieht man keine Spur mehr davon.

Alisma plantago und *Sparganium ramosum* stellen anscheinend Zwischenglieder zwischen den Pflanzen mit Periplasmodien und solchen dar, wo es nicht zur Ausbildung von Plasmodien kommt. Bei den genannten Pflanzen dringen zwar gleichfalls Plasmamassen zwischen die Pollenkörner ein, doch lassen sich die Plasmainhalte der einzelnen Tapetenzellen noch als gesonderte Zellen unterscheiden.

Juel (1915) untersuchte die Dikotyledonen auf Periplasmodien. Er fand diese aber nur in fünf Fällen. Unter ihnen können wir aber, in Übereinstimmung mit Tischler, diejenigen nicht als echte Periplasmodien bezeichnen, bei denen keine vollständige Verschmelzung der Tapeten-

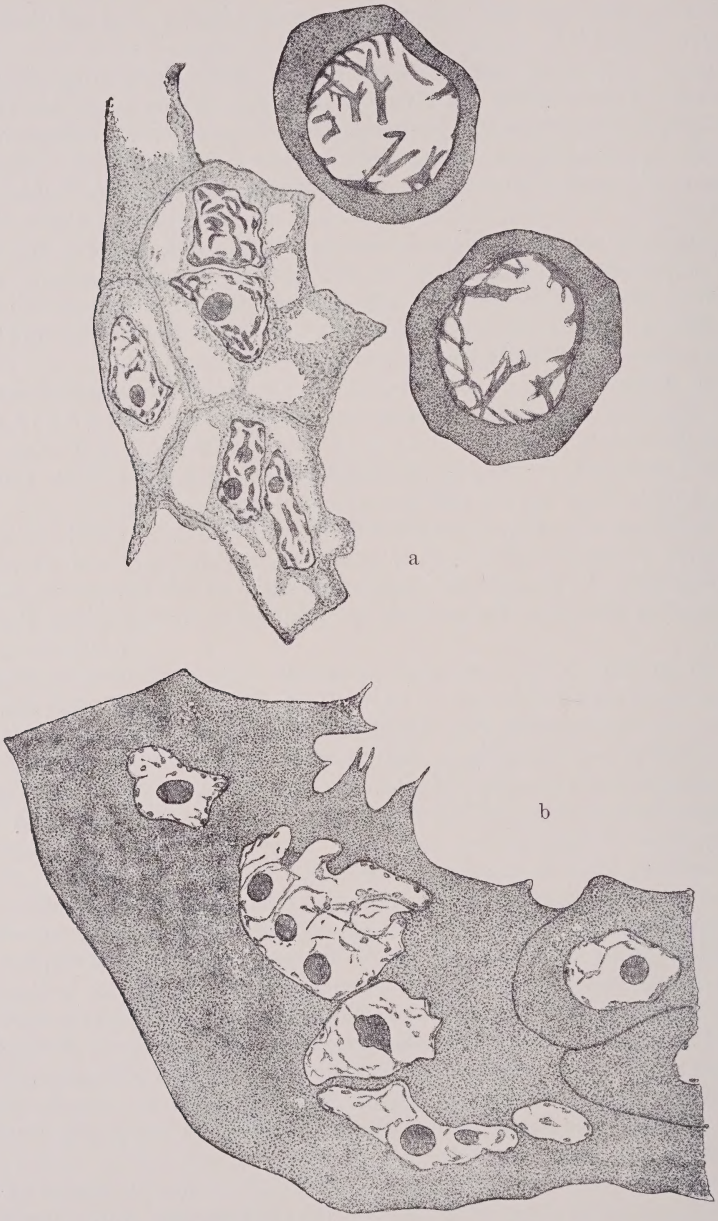
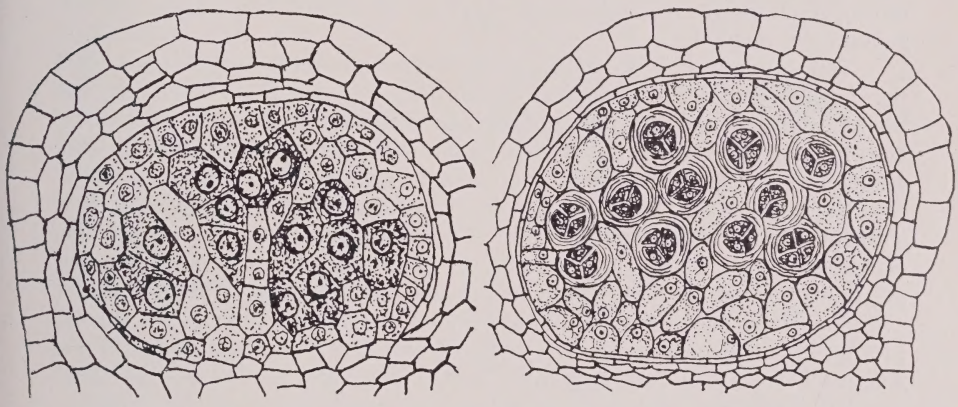


Abb. 169. *Commelina coelestis*. a die Tapetenzellen beginnen plasmodiale Vorsprünge nach dem Antherenlnnern zu treiben. Die Wände zwischen ihnen in Auflösung. Beginn des Periplasmodiums. Rechts zwei Pollenmutterzellen. Vergr. 1200. b Periplasmodium. Die Kerne zeigen starke amöboide Veränderungen. Vergr. 1200. (Nach Tischler 1915.)

protoplasten stattfindet, so daß als typische Beispiele nur zwei Pflanzen, *Lonicera coerulea* und *Valeriana officinalis* übrig bleiben. Die Bildung typischer Periplasmodien scheint demnach bei den Dikotylen noch seltener

zu sein als bei den Monokotylen. Im übrigen findet auch Juel eine ganze Reihe von Zwischenstufen zwischen echter Periplasmodienbildung und Auflösung der Tapetenzellen ohne vorhergehende Gestaltsveränderung. Solche Zwischenstufen kamen vor bei fünfzehn von sechsundzwanzig untersuchten Dikotylen. Auch die von Tischler beschriebene Wabenbildung durch zellstoffartige Substanzen wiederholt sich bei den Dikotylen, und zwar zum Teil (bei *Cucurbita* und *Campanula*) in recht auffallender Weise.

Für die *Geraniaceen* beschreibt Schürhoff (1924) echte Periplasmodiumbildung. Das Periplasmodium hat hier nur eine geringe Lebensdauer, aber es ist zu berücksichtigen, daß gerade in dieser Zeit das schnellste Wachstum der Pollenkörner vor sich geht. Bei den *Compositen* findet sich ferner stets ein Einwandern der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner;



1 2

Abb. 170. *Sweertia perennis*. 1 Querschnitt durch einen jungen Pollensack. Man sieht drei Gruppen von Pollenmutterzellen, die von sterilen Zellen mit kleinem Kern umgeben sind. Vergr. 400. 2 Querschnitt durch einen Pollensack im Tetradenstadium. Die Tetraden liegen in einem lockeren Gewebe vakuoliger Zellen. (Nach Guérin 1925.)

nicht in allen Fällen kommt es jedoch hier zu einer Verschmelzung der Protoplasten. Dies erscheint auch ganz natürlich, denn die Bildung eines Periplasmodiums ist als eine wesentliche Progression anzusehen und es ist bemerkenswert, daß sie häufig mit einer anderen Progression, nämlich der Dreikernigkeit der Pollenkörner, gemeinsam auftritt. Der Zustand des „echten" Periplasmodiums ist demgemäß als eine verhältnismäßig spät erworbene Eigenschaft noch nicht überall gleichmäßig durchgeführt.

Bei *Gentiana* und *Sweertia* gibt es nach Guérin (1925) keine eigentlichen Tapetenzellen, sondern die Pollenmutterzellen finden sich mehr oder weniger zerstreut in einem reichlichen Gewebe steriler Zellen, welches die ernährungsphysiologische Rolle der Tapetenzellen ausübt. Die anderen *Gentianaceen* verhalten sich anders. Bei *Chlora*, *Erythraea*, *Cicendia*, *Menyanthes* und *Limnanthemum* sind die Tapetenzellen in normaler Weise entwickelt. Bei *Chlora* und *Erythraea* bleiben die Tapetenzellen einkernig, während sie bei *Cicendia* zwei-, drei- und vierkernig werden. Hier liegen die Pollenmutterzellen in einer oder in zwei Reihen. Bei *Menyanthes* und

Limnanthemum sind die Tapetenzellen bereits während des Synapsisstadiums der Pollenmutterzellen mehrkernig, dann finden meist Kernverschmelzungen statt. Die Pollenmutterzellen bilden hier einen rundlichen oder ovalen massiven Komplex. Guérin weist darauf hin, daß es sich hier um drei systematisch verschiedene Gruppen, die *Erythraeinae*, *Gentianinae* und die *Menyanthoideae* handelt, daß sich also die Anlage der Pollenmutterzellen bei den *Gentianaceen* systematisch verwerten läßt.

In den Tapetenzellen finden wir häufig Teile des Zytoplasmas, intensiv gefärbt, etwa wie das Chromatin; es handelt sich hier um fädige bzw. körnige Differenzierungen des Zytoplasmas, die als Ergastoplasma bezeichnet werden.

Zuerst wurden diese Bildungen von Meves (1904) bei *Nymphaea alba* beschrieben, der Autor bezeichnete sie als Mitochondrien bzw. Chondromiten, doch ist für diese Bildungen später der Name Ergastoplasma angenommen worden.

Von Schürhoff (1916) wird übrigens darauf hingewiesen, daß der degenerierende Phragmoplast in mehrkernigen Zellen oft lange erhalten bleibt, und daß mehrere Fäden desselben sich vor der körnigen Degeneration zusammenlegen, so daß vielleicht die Meves schen Bilder auch eine Deutung als degenerierende Phragmoplaste zulassen.

Nach Macré (1919) dienen die Tapetenzellen nicht zum einfachen Transport der Nahrungsstoffe für die Pollenmutterzellen, sondern sie sammeln zuerst die Nahrungsstoffe in gelöstem Zustande in Vakuolen an, dann formen sie sie um, bilden Stärke, Deutoplasma. Während dieser Tätigkeit zeigt sich ein gut differenziertes Chondriom; dann geben sie die Stoffe ab und degenerieren. Die Vermehrung der Kerne soll zur Zeit der Aufspeicherung der Nahrungsstoffe stattfinden, die Fusion bei der Verarmung. Bei den *Solanaceen* enthalten die Tapetenzellen auch Gerbsäure und Alkaloide.

Die Tetradenteilung.

Die Pollenmutterzellen entsprechen den Mikrosporenmutterzellen der heterosporen Farne. Sie fallen durch ihre regelmäßige Lagerung sehr in die Augen. Auffällig ist, daß alle Pollenmutterzellen derselben Anthere sich in demselben Teilungsstadium befinden. Durch die Größe der Kerne heben sich die Pollenmutterzellen besonders hervor.

Der Kern der Pollenmutterzelle geht bald in das Stadium der Synapsis über und tritt nach dem Durchlaufen des Diakinesestadiums in die Reduktionsteilung ein.

Bemerkenswert sind die Zytoplasmastrukturen in der Pollenmutterzelle während der Reduktionsteilung sowie die Spindelbildung. Nach Lawson (1898) bildet das Zytoplasma der ruhenden Pollenmutterzelle ein gleichförmiges Maschenwerk. Bei Beginn der Teilung bildet sich um den Kern eine Zone aus Granularsubstanz. Diese Zone, die sich bei *Cobaea scandens* und anderen Arten regelmäßig findet, schlägt Lawson vor „Perikaryoplasma“ zu nennen.

In schneller Folge setzt darauf die homöotypische Teilung ein, so daß auf diese Weise vier Kerne entstehen, die normalerweise je einer Zelle zugeteilt werden und so eine Zellentetrade bilden.

Die Bildung der Zellwände bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzelle kann in verschiedener Weise vor sich gehen: Entweder wird nach

der Reduktionsteilung sofort eine Zellwand angelegt und dadurch die Pollenmutterzelle in zwei Tochterzellen zerlegt. Diesen Vorgang bezeichnen wir als sukzedanen Typus der Scheidewandbildung oder auch, da er bei den meisten Monokotyledonen vorkommt, als den „Monokotyledonen"-Typus. Im Englischen findet sich hierfür der Ausdruck „Bipartition", wofür wir wohl besser sagen „zweimaliger Zweiteilungstypus". Oder aber nach der Reduktionsteilung degeneriert der Phragmoplast und erst nach der homöotypischen Teilung tritt zwischen allen vier Kernen ein neuer Phragmoplast auf, der die Pollenmutterzelle gleichzeitig in vier Zellen teilt. Dieser Typus, der simultane Typus, findet sich vorwiegend bei den Dikotyledonen und wird daher auch kurz als „Dikotyledonen"-Typus, im Englischen als „Quadripartition", also als Vierteilung bezeichnet.

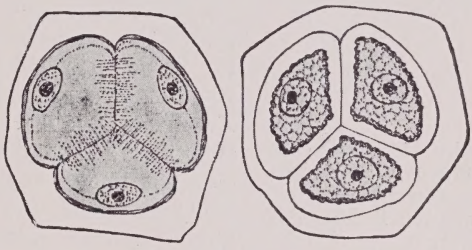


Abb. 171. „Dikotylentypus" der Pollenkornteilung (schematisch). (Nach Strasburger.)

Als phylogenetisch älteren Typus haben wir unstreitig den sukzedanen Teilungsvorgang, der bei den Gymnospermen sich noch bei den *Cycadales* und bei *Taxus* vorfindet, anzusehen, während nachträgliche Bildung von Phragmoplasten immer als neuere Erwerbung zu betrachten ist.

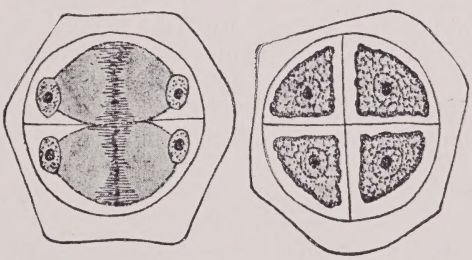


Abb. 172. „Monokotylentypus" der Pollenkornteilung (schematisch). (Nach Strasburger.)

Der simultane Teilungstypus kommt außer bei den Dikotyledonen auch bei einer Anzahl Monokotyledonen vor. So wurde er z. B. nachgewiesen für die *Orchidaceen* (ausgenommen *Cypripedilum*) von Guignard (1882, 1915), die *Cyperaceen* von Wille (1882) und Juel (1900), für *Chamaedorea* von Söderberg (1919), für die *Juncaceae* von Brenner (1922), für *Tofieldia* von Afzelius (1918), *Asphodelus* von Strasburger (1880), für die *Taccaceae* von Håkansson (1921), für die *Dioscoreaceae* von Täckholm und Söderberg (1918) und von Suessenguth (1921), für die *Iridaceae* von Guignard (1915) und von Sawyer (1917).

Der sukzedane Teilungstypus kommt außer bei den meisten Monokotyledonen noch vor bei zahlreichen *Ranales*, z. B. *Ceratophyllum* (Strasburger 1902), *Cabomba* (Suessenguth 1920), *Rafflesia* (Ernst und Schmid 1913). *Lauraceen* (Täckholm und Söderberg 1917), *Anonaceen* (Oes 1914), *Aristolochiaceen* (Samuelsson 1914, Täckholm und Söderberg 1918), ferner *Proteaceen* (Ballantine 1909), sowie einigen *Apocynaceen* und *Asclepiadaceen* (Strasburger 1901, Frye 1901, 1902, Dop 1902, Gager 1902, Frye und Blodgett 1905, C. H. Farr 1916).

Wichtig ist ferner noch, daß bei *Podophyllum* und *Helleborus* nach Mottier (1897) die Tendenz zur Zellplattenbildung nach der heterotypischen Teilung sich darin verrät, daß die Verbindungsfäden sich an der Stelle verdicken, wo eine Zellwand erscheinen könnte. Dies spricht ebensosehr für die Ursprünglichkeit des sukzedanen Typus, wie z. B. die transitorischen Zellplattenanlagen bei der Einbeziehung mehrerer Makrosporenkerne in die Embryosackbildung dafür, daß letzteres Entwicklungsstadium auf frühere Bildung von vier Makrosporen z e l l e n zurückzuführen ist.

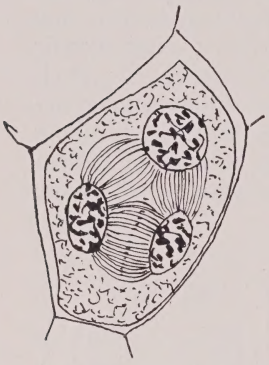


Abb. 173. *Orchis mascula.* Pollenmutterzelle nach der zweiten Teilung des Kernes, im Augenblick der Einschaltung sekundärer Verbindungsfadenkomplexe. Vergr. 1500. (Nach Strasburger 1895.)

Da Mikro- und Makrosporen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückzuführen sind, ist auch für beide derselbe Modus der Tetradenbildung als ursprünglich anzunehmen. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die Tetradenteilung der Makrosporen durch sukzedane Zellwandbildung der ursprüngliche Typus ist.

Wir finden endlich noch als Bindeglied zwischen dem sukzedanen und simultanen Typus oder als Unterabteilung eine Bildung der Scheidewand nach der heterotypischen Teilung, die dadurch gekennzeichnet ist, daß die Pollenmutterzelle durch eine in der Peripherie anfangende, äquatoriale Einschnürung geteilt wird, die ziemlich spät abgeschlossen wird, wenn auch die homöotypische Kernteilung schon stattgefunden hat. Dieser Teilungstypus wurde von G u i g n a r d (1898) und A n d r e w s (1901) für *Magnolia* beschrieben, für *Liriodendron* und *Anona*, sowie *Cananga* von O e s (1914). Von T a h a r a (1914, 1915, 1921)

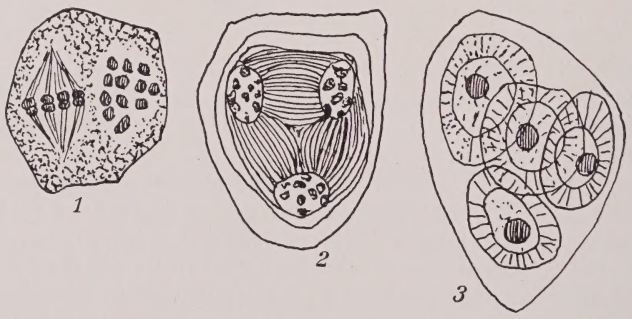


Abb. 174. *Melandrium rubrum.* 1 homöotypische Teilung. Kernspindel in Seitenansicht und Kernplatte in Polansicht. 2 die Kerntetrade vor Bildung der Scheidewände. 3 die junge Tetrade mit bereits abgerundeten Pollenkörnern. Vergr. 1600. (Nach Strasburger.)

wurde dieser Typus bei *Chrysanthemum* beobachtet und von C. H. F a r r (1916, 1918, 1922) und W. K. F a r r (1920) wurde gleichfalls dieser Teilungsmodus bei *Magnolia*, *Cobaea*, *Nicotiana*, *Primula*, *Helianthus*, *Ambrosia*, *Tropaeolum* und *Chrysanthemum* näher beschrieben. So bilden sich z. B. bei *Nelumbo lutea* nach der homöotypischen Teilung zwischen den vier freien Kernen Phragmoplasten aus, doch wird die Zellwand nicht

in dieser angelegt, sondern sie entsteht im Plasma und dringt zentripetal vor. Man kann diesen Typus am zweckmäßigsten als „Furchungstypus" bezeichnen.

Bemerkenswert erscheint mir, daß der sukzedane und der Furchungstypus besonders bei den *Ranales* häufig zu beobachten ist, da die letzteren sicher ein entwicklungsgeschichtliches Zentrum darstellen.

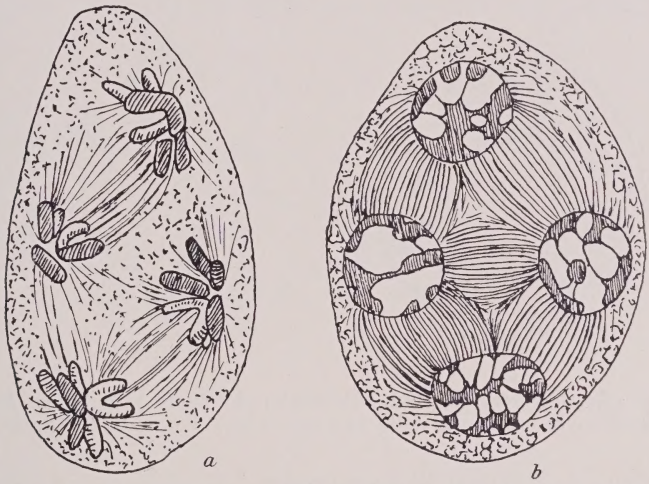


Abb. 175. *Podophyllum peltatum.* a homöotypische Teilung der Pollenmutterzelle. Auch das schaumartige Plasma zwischen den beiden Kernspindeln ist mit einigen Spindelfasern durchsetzt. b vier in derselben Ebene liegende Pollenkerne, die miteinander durch Fadenkomplexe in Verbindung stehen. (Nach Mottier 1897.)

Daß der Furchungstypus ein Zwischenglied zwischen dem sukzedanen und simultanen Typus darstellt, sehen wir außer bei den *Ranales* noch bei den *Iridaceen*, wo unter den *Liliiflorae* der simultane Typus, die Quadripartition, zuerst auftritt. Farr (1922) wies nämlich bei der *Iridacee Sisyrinchium* simultane Zellwandbildung durch Furchung in den Pollentetraden nach.

Der Furchungstypus wurde ferner noch bei der Pollenbildung der *Oenotheren* von Cleland (1924) und der Tetradenbildung von *Cannabis sativa* von McPhee (1924) und die simultane Teilung von *Melandryum noctiflorum* von Schürhoff (1925) beschrieben.

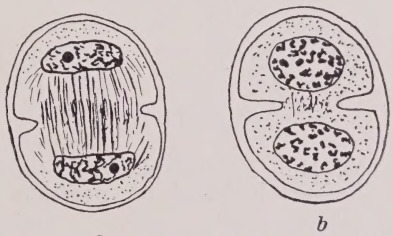


Abb. 176. *Magnolia Yulan.* Teilung der Pollenmutterzelle. Sukzedane Bildung der Scheidewand nach der heterotypischen Teilung. Vergr. 750. (Nach Guignard 1898.)

Ich muß allerdings gestehen, daß die Teilung nach dem Furchungsschema sowohl für die Bipartition (z. B. *Magnolia*) als auch für die Quadripartition (z. B. *Cannabis*) angegeben wird und damit unsere seit langem anerkannte systematisch wichtige Einteilung als sukzedane und simultane Tetradenteilung nicht berücksichtigt. Ich möchte daher diese alte Einteilung in erster Linie aufrecht erhalten und den

Furchungstypus nur als eine Unterabteilung gelten lassen. Wir hätten dann eine simultane bzw. sukzedane Tetradenbildung entweder durch Phragmoplastenbildung oder durch Furchung oder durch eine Kombination beider Schemata, z. B. bei *Nelumbo* (Farr 1922).

Bei einigen Pflanzen werden die Pollentetraden so ausgebildet, daß z. B. bei *Zostera marina* fadenförmige Pollen erzeugt werden; dies ist nach

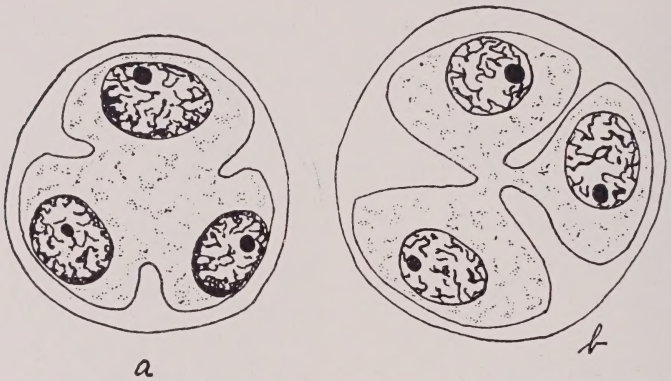


Abb. 177. *Chrysanthemum* spez. Pollentetrade nach vollendeter Kernteilung. Sehr starke Einschnürung der Zelle von außen her. Vergr. 1500. (Nach Tahara.)

Rosenberg (1901) auf eine zweimalige Längsteilung der Pollenmutterzelle nach dem sukzedanen Typus zurückzuführen. Der reife Pollenfaden von *Zostera* ist 2 mm lang. Anderseits entstehen auch Tetraden durch zweimalige Querteilung der in die Länge gestreckten Pollenmutterzelle, z. B. bei *Asclepias* (Strasburger 1901).

Abb. 178. *Vaccinium vitis idaea*. Reifer Pollen (Tetradenpollen). Die generative Zelle bereits gebildet. Vergr. 1250. (Nach Samuelsson 1913.)

Nachdem sich in der Membran der Pollenmutterzelle die vier Mikrosporen ausgebildet haben, zerfällt die Pollenmutterzellenmembran und die einkernigen Pollenkörner werden frei.

Bei einigen Familien, besonders den *Juncaceen*, *Ericaceen* und *Empetraceen*, bleiben jedoch die Tetradenpollen dauernd in der Mutterzellenmembran eingeschlossen, so daß sie auch nach der Teilung des primären Pollenkerns und bei der Bestäubung als Tetradenpollen vereinigt bleiben. Eine Ausnahme bildet jedoch *Erica stricta*, bei der sich normale Pollenkörner finden.

Die *Podostemonaceen* bilden zum Teil Diplopollen, d. h. nach der homöotypischen Teilung trennen sich die aus dieser Teilung hervorgegangenen Protoplasten nicht voneinander, sondern umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran. Bemerkenswert ist die Berührungswand beider Pollenkörner; sie ist besetzt mit Tüpfeln, die besonders am Rand dicht gedrängt stehen. Sie dienen augenscheinlich dazu, einen Stoffaustausch zwischen den Körnern zu erleichtern. Beide Körner sind fähig, Pollenschläuche zu treiben.

In seltenen Fällen kommt von den vier zur Tetrade gehörenden Mikrosporen nur eine zur Ausbildung, ein Verhalten, welches bei der

Makrosporenentwicklung ganz allgemein durchgeführt ist. Ein derartiges Beispiel der Verkümmerung von drei Mikrosporen finden wir als Familieneigentümlichkeit bei den *Cyperaceen* (Elfving 1878, Strasburger 1884, Juel 1900, Stout 1912, Heilborn 1918, Piech 1924). In der Pollenmutterzelle entwickeln sich durch die allotypischen Teilungen vier Kerne. Hiervon gehen dann drei Kerne zugrunde, während der vierte die Teilung in vegetative und generative Zelle vollzieht. Gleich-

Abb. 179.
Pollenentwicklung der *Cyperaceae*.
a *Carex caryophyllea*. Die zweite Teilung der Pollenmutterzellen soeben vollendet. Vergr. 1600.
(Nach Heilborn 1918.)
b *Scirpus lacustris* L. Pollenkorn einer längsgeschnittenen Anthere. Teilung des generativen Kerns. Die ausgeschiedenen Kerne sind von einer sekundären Membranverdickung (Kallose) eingekapselt. Vergr. 1800.
(Nach Piech 1924.)

zeitig werden die drei Zellkerne der rudimentären Pollenzellen resorbiert, während die sie abgrenzenden Zellplatten sich mehr oder weniger vollständig in quellbare Zellulosewände verwandeln. Diese Wandteile werden für gewöhnlich nach dem zugeschärften Ende der Tetrade hin verdrängt und erscheinen dort als eine homogene unregelmäßige Wandverdickung; sie können aber auch an ihrer Ursprungsstelle verharren und dort vorspringende Leisten, Ringe, ja selbst geschlossene Wände bilden. Nach Piech (1924) entstehen jedoch zwischen den vier Kernen der Tetrade weder Zellplatten noch Zellwände, sondern die drei degenerierenden Kerne werden durch eine sekundäre, aus Kallose bestehende Membranverdickung

eingekapselt. Tatsächlich wird jetzt somit der ganze, von der ursprünglichen Mutterzellwand umschlossene Raum von nur einem Pollenkorn, der von Anfang an begünstigten Zelle der Tetrade eingenommen. Es läßt sich feststellen, daß in dem reifen Pollenkorn die generative Zelle sich von der Wand losgelöst und sich geteilt hat. Das reife Pollenkorn enthält dann einen vegetativen und zwei nackte generative Kerne oder auch zwei Spermazellen.

Die Ursache, daß drei Kerne der Tetrade verdrängt werden und degenerieren, sieht Heilborn (1918) darin, daß an der Degeneration der Kerne wahrscheinlich die eigenartige Keilform der Pollenmutterzellen und der davon herrührende Druck schuld seien. Nach Suessenguth (1921) ist die Ursache des Ausbleibens der Wandbildung zwischen den Kernen der Tetrade bei den *Cyperaceen* und der infolgedessen eintretenden Degeneration der drei Kerne darin zu suchen, daß die unregelmäßig prismatische Form der Pollenmutterzellen „im Verein mit der Kernverteilung die Anlage von Wänden minimae areae, welche senkrecht ansetzen, un-

a b

Abb. 180. *Hemerocallis fulva.* Pollenmutterzellen gegen das Ende der homöotypen Teilungen. a neben zwei großen Tetradenkernen sind noch Sonderkerne sichtbar, zwischen denen die Phragmoplasten erhalten geblieben sind. b eigentümliche Rekonstruktion eines Tochterkerns mit zwei starken Vorsprüngen, die zwischen sich eine Verbindungsspindel mit Zellplattenanlage erzeugt haben. a Vergr. 750; b Vergr. 1200. (Nach Juel.)

möglich macht". Piech (1924) glaubt den Grund in erster Linie in der Ernährung suchen zu müssen, indem nämlich nur der Kern sich weiterentwickelt, welcher der äußeren Wand der Pollenmutterzelle am nächsten liegt und daher von den Tapetenzellen am schnellsten mit Nahrungsstoffen versehen werde.

Ich möchte diese Auffassungen ablehnen und hervorheben, daß der Grund zu dieser Entwicklung in der Entwicklungstendenz des Kernes selbst liegt. Da eine solche Reduktion, nämlich die Förderung einer Zelle auf Kosten der anderen, zweckmäßig sein kann, was aus ihrem Auftreten bei den Makrosporen der Phanerogamen und den tierischen Eiern hervorgeht, so ist sie eben beibehalten worden.

Eigenartige Abweichungen von der normalen Entwicklung der Pollenkörner zeigt häufig *Hemerocallis fulva.*

Von Strasburger (1882) und Tangl (1882) wurde gleichzeitig beobachtet, daß statt der normalen Tetraden der Pollenkörner auch solche mit mehr als vier Pollenkörnern vorkommen. Strasburger führte diese Erscheinung auf eine Unregelmäßigkeit bei der ersten Teilung der

Pollenmutterzelle zurück, da im Diasterstadium ein Chromosom am Äquator stecken bleibt und später einen kleinen Kern bildet, der durch zwei besondere Zellplatten gegen die beiden größeren Tochterkerne abgegrenzt wird. Später teilt Strasburger (1884) dann mit, daß solche kleinen Kerne sich dann auch zugleich mit den größeren Schwesterkernen teilen können. Die Behauptung von Biourge (1892), daß die kleinen Zellen in den Tetraden öfter kernlos seien, hat sich als unzutreffend erwiesen. Von Juel (1897) wurde dann das Verhalten des Kerns in den allotypischen Teilungen genau verfolgt und die Bildung der Teilkerne sowie der kleineren Zellen vollständig klargelegt. Es handelt sich stets um versprengte Chromosomen, aus denen sich entsprechend viele Kerne rekonstruieren, die nachher durch eine Zellplatte getrennt werden. Wir haben es dem-

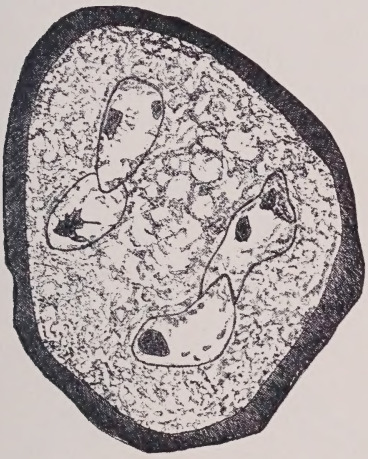


Abb. 181. *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*. Vielkernig gewordenes junges Pollenkorn, das durch Unterbleiben der Zellteilung aus einer ganzen Pollenmutterzelle entstanden ist. Vergr. 1800. (Nach Tischler.)

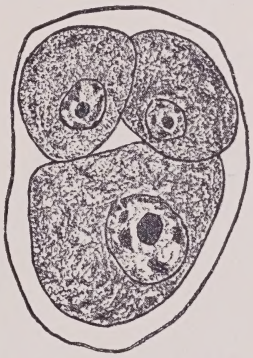


Abb. 182. *Syringa persica*. Drei ungleichgroße Zellen einer Pollentetrade mit ähnlicher Kernplasmarelation. Vergr. 1720. (Nach Tischler.)

nach hier mit Karyomerenbildung zu tun. Die gleiche Eigentümlichkeiten beschreibt Rosenberg (1909) für die Pollenbildung von *Rosa canina*.

Ferner wird von Wille (1886) bei *Fuchsia* die Entwicklung von fünf bis vierzehn Pollenkörnern, für *Cornus sanguinea* sechs, für *Ficaria ranunculoides* von fünf und sechs, für *Azalea indica* von sechs und acht, für *Lonicera* von zwölf Pollenkörnern, ferner für *Prunus cerasus*, *Ampelopsis hederacea*, *Symphytum officinale*, *Syringa persica* und viele andere fünf aus einer Pollenmutterzelle beschrieben.

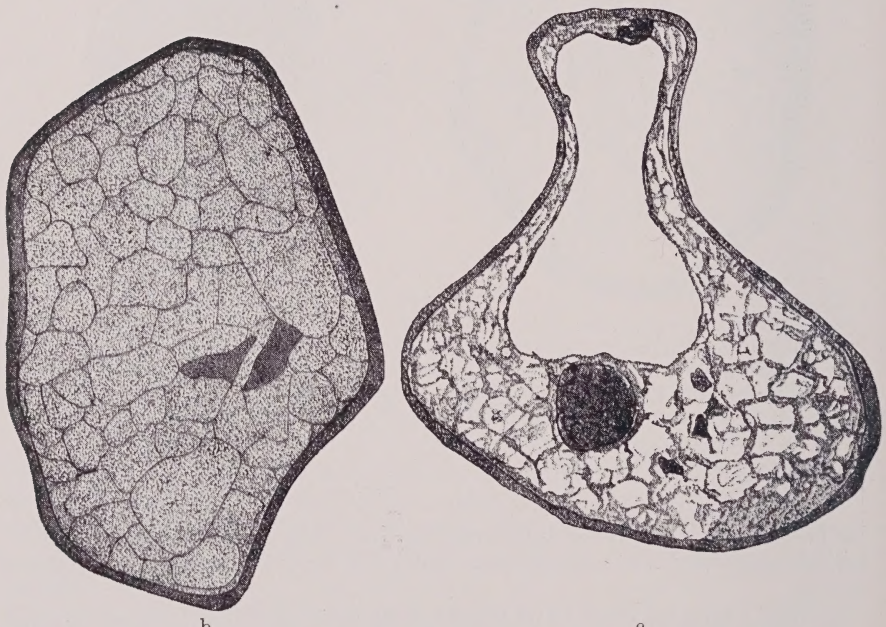
Anderseits finden sich nach Wille (1886) gelegentlich Mißbildungen der Pollenmutterzelle, so daß sich z. B. nur ein Pollenkorn bildet (*Helianthemum*, *Inula Helenium*) oder zwei (*Euphorbia Lathyrus*) oder drei (*Begonia* spec.).

Ganz ähnliche sowie andere Unregelmäßigkeiten finden sich nach Tischler (1908) und Juel (1900) bei Bastardpflanzen.

Tischler berichtet z. B. über *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*, *Potentilla Tabernaemontani Aschers.* × *rubens Zimm.* und *Syringa chinensis*, Juel über die letztgenannte.

Es wurden durch Unterbleiben der Zellwandbildung vierkernig gewordene Pollenmutterzellen beobachtet, auch fanden sich nur zwei Pollenkörner aus einer Pollenmutterzelle gebildet vor. Häufig trat unregelmäßige Verteilung der Chromosomen und infolgedessen das Erscheinen großer und kleiner Kerne auf. Auch blieben Chromosomen bei der Teilung zurück, so daß aus diesen versprengten Chromosomen überzählige Kerne oder überzählige Pollenkörner entstanden. Gelegentlich teilt sich bei der homöotypischen Teilung nur ein Kern, so daß

a



b c

Abb. 183. *Potentilla verna* × *rubens*. a normales Pollenkorn; b und c monströs veränderte mit ganz abnorm gewordener Kernplasmarelation. Vergr. 1720. (Nach Tischler.)

Tetraden mit nur drei Kernen entstehen. Endlich finden sich verschiedentlich Übergänge zwischen Mitose und Amitose, sowie diese letztere selbst.

Tischler (1910) beschreibt gleichfalls für die Pollenkörner der verschiedenen Varietäten von *Musa sapientium* Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Pollenkörner, indem nämlich wie bei *Hemerocallis* nicht alle Chromosomen in die Spindel miteinbezogen werden und auf diese Weise eine Anzahl Zwergkerne entstehen, die ihr Plasma durch Zellwände

abgrenzen. Die Menge des abgegrenzten Zytoplasmas ist ungefähr der Größe der einzelnen Kerne entsprechend. Die Unregelmäßigkeiten in der Pollenentwicklung traten umso mehr auf, je höher die Chromosomenzahl der betreffenden Varietät war.

Besonders bemerkenswerte Verhältnisse finden sich nach Schürhoff (1922) bei den apogamen *Calycanthus*-Arten. Die hier vorkommenden Abnormitäten haben auch deshalb Interesse, weil Ernst (1918) die Apogamie auf Bastardierung zurückführt und anderseits für Bastardpollenkörner, wie wir bereits gesehen haben, ähnliche Degenerationen angegeben werden. Die einkernigen Pollenkörner von *C. fertilis* sehen zum allergrößten Teil normal aus, doch finden sich gelegentlich Unregelmäßigkeiten, die auf eine mangelhafte Tetradenbildung zurückzuführen sind, vor allem findet man Doppelpollen mit zwei Kernen. Auch Dreifachpollen, die aus drei ursprünglichen Tetradenzellen bestehen, finden sich vor. Derartige Verbildungen sind sowohl an ihrer Größe als an ihren Einschnürungen zu erkennen. Gelegentlich finden sich sogar Pollenkörner mit vier

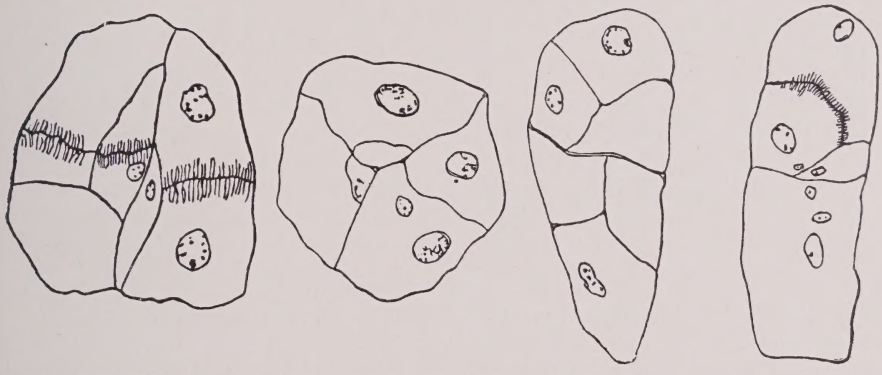


Abb. 184. *Musa sapientium* var. *Kladi*. Pollen-„Tetraden" aus Antherenlängsschnitten mit überzähligen Kernen und Zellen. Vergr. 470. (Nach Tischler.)

Kernen, bei denen also die sämtlichen vier Kerne, die aus dem Pollenmutterzellkern entstanden sind, in einem einzigen Pollenkorn eingeschlossen bleiben.

Sobald nun die Pollenkörner die Teilung des primären Pollenkerns vornehmen, treten in sehr vielen Körnern Unregelmäßigkeiten und degenerative Veränderungen auf, so daß sehr viele Pollenkörner keinen normalen Inhalt zeigen, obwohl sie in ihrem Äußeren diese Veränderungen nicht erkennen lassen.

Zuerst sei hervorgehoben, daß in vielen Fällen die Teilung des primären Pollenkerns noch normal zu verlaufen scheint. Die Spindel liegt der einen Zellwand an, d. h. sie ist an der Hautschicht des Protoplasten befestigt, und eine kleine uhrglasförmige Zelle wird abgegeben. In vielen Fällen treten aber Unregelmäßigkeiten bei dieser Teilung auf. Vor allem wird dann die Teilung des Pollenkerns in der Mitte und nicht an einer Seite vorgenommen, wodurch zwei gleichgroße Zellen entstehen. Natürlich kommt es dann nicht zur Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative, sondern der protoplasmatische Inhalt des Pollenkorns bleibt in zwei Hälften geteilt. Aus diesen zytologischen Befunden erklärt sich wohl auch

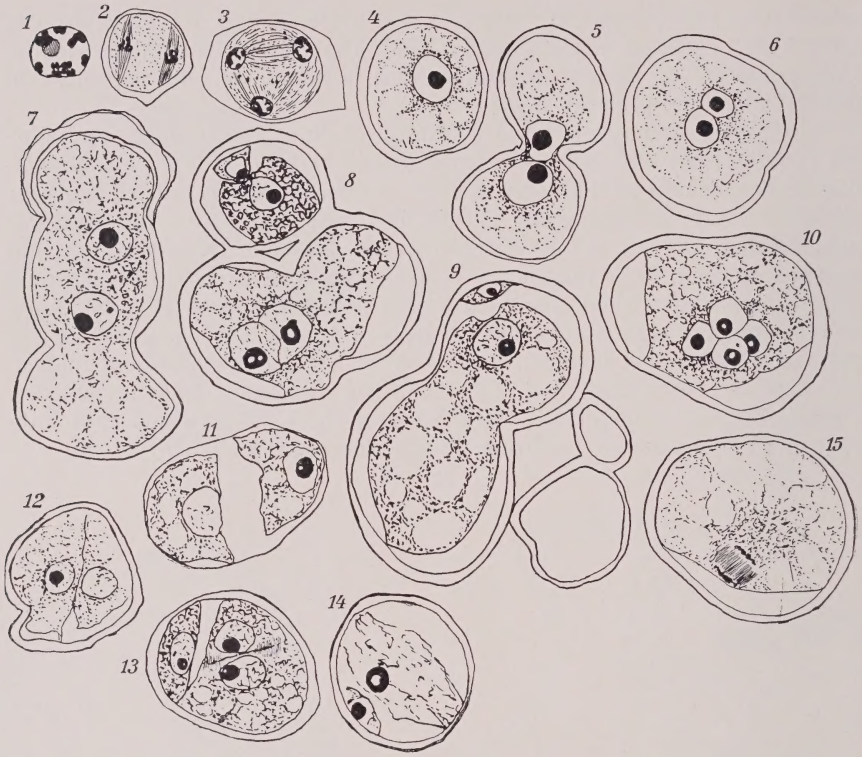


Abb. 185. *Calycanthus fertilis.*
Unregelmäßigkeiten bei der Bildung der Pollentetraden.

1 Stadium der Diakinese. 2 homöotypische Teilung; die Spindeln sind lang und schmal, zwischen ihnen befindet sich ein körniges Plasma, Reste der Phragmoplasten der heterotypischen Teilung oder eine Anlage der Zellwand sind nicht vorhanden. 3 Stadium der Tetradenkerne; es haben sich zwischen den einzelnen Kernen neue Spindelfasern ausgebildet; die Anlage der Zellplatte ist noch nicht sichtbar, möglicherweise werden die Pollentetraden auch nach dem Furchungsschema gebildet. 4 normales, einkerniges Pollenkorn. 5 Doppelpollenkorn mit zwei Kernen. Die Form dieses Doppelpollens läßt darauf schließen, daß die Tetradenteilung durch Furchung vorgenommen wird, aber in diesem Falle nicht zu Ende geführt wurde. 6 Doppelpollenkorn, an seiner Größe und seinen beiden Kernen erkennbar. 7 Dreifachpollen. Im Schnitt sind nur zwei Kerne getroffen. Auch hier läßt die Form auf eine Tetradenbildung durch Furchung schließen. Zu beachten ist ferner, daß sich die Kerne genähert haben, wie auch in Fig. 5, wodurch ein Kernverschmelzungsprozeß eingeleitet wird. 8 Doppelpollen mit zwei Kernen; Verwachsung mit einem normalen Pollen, in welchem die Antheridiummutterzelle bereits abgegeben ist. 9 Doppelpollen mit nur einem Kern, der bereits die Antheridiummutterzelle abgegeben hat. Es ergibt sich hieraus, daß nach Vereinigung sämtlicher primären Pollenkerne die Antheridienbildung in normaler Weise vor sich geht. Die beiden anderen Pollenkörner der Tetrade sind angeschnitten. 10 Vierfachpollen. In der Pollenmutterzelle ist es überhaupt nicht zum Anfang einer Vierzellbildung gekommen. 11 Doppelpollen mit zwei getrennten Protoplasten. 12 wie 11. In beiden Fällen ist die Teilung ohne Zweifel infolge Phragmoplastenbildung eingetreten, während das Furchungsstadium nicht zur Ausbildung gelangte und infolgedessen die Teilung der Zelle unterblieb. 13 wie 12. In dem größeren Protoplasten wird die Antheridiummutterzelle abgegeben, während der kleinere diese Teilung nicht vornimmt. 14 Pollen nach Abgabe der Antheridiummutterzelle in Degeneration. 15 Mehrfachpollenkorn nach Verschmelzung der Kerne bei der Bildung der generativen Zelle. Vergr. 660. (Nach Schürhoff 1922.)

das Ausbleiben der Pollenkeimung. Denn das Wesentliche der Pollenkeimung besteht darin, daß das Prothallium (vegetativer Protoplast) die Antheridialzelle ernährt und befördert. Dadurch aber, daß die generative Zelle nicht in die vegetative hineinwächst, fehlen die Vorbedingungen hierzu.

Eigenartigerweise findet die Teilung des primären Pollenkerns nicht in solchen Fällen statt, wo das Prothallium aus einem Doppelpollen besteht und infolgedessen zweikernig ist. Da die beiden Kerne eines solchen Doppelpollens denselben Verhältnissen in ihrem gemeinsamen Protoplasten unterliegen, so müßten im Einklang mit unseren bisherigen Erfahrungen an vielkernigen Zellen sämtliche im gleichen Protoplasten liegenden Kerne gleichzeitig in Teilung treten, wie wir es z. B. von vielkernigen Riesenzellen bei Gallen, den haploiden Kernen des Embryosackes und den vielkernigen Tapetenzellen wissen. Es ließ sich aber bei *Calycanthus* niemals ein Stadium finden, in welchem ein zwei- oder mehrkerniger Protoplast des Pollenkorns zur Abgabe einer oder mehrerer generativer Zellen geschritten wäre. Hingegen zeigte sich gelegentlich, daß ein Doppelpollenkorn, das sowohl an seiner Größe als auch an der Einschnürung unzweideutig als Doppelpollen zu erkennen war, nur einen einzigen Kern enthielt, und daß dieser einkernige Protoplast eine generative Zelle abgegeben hatte. Dieser Fall dürfte in der Weise zu erklären sein, daß die beiden ursprünglichen Kerne zu einer Kernverschmelzung geschritten waren und die nunmehr einkernige Zelle nicht mehr die Widerstände zu überwinden hatte, die ihrem zweikernigen Zustande sich entgegengestellt hatten. Daß in mehrkernigen Zellen häufig Kernverschmelzungen auftreten, ist ja eine der bekanntesten zytologischen Erscheinungen. Daß tatsächlich nicht andere Gründe gegen die Teilung des primären Kerns im Doppelpollenkorn vorliegen, sehen wir aus den allerdings selteneren Fällen, wo der Protoplast des Doppelpollens in zwei einkernige Protoplasten zerfallen ist. In solchen Fällen teilt sich z. B. der größere einkernige Protoplast und gibt eine generative Zelle ab.

Das Verhalten der generativen Zelle.

Im einkernigen Pollenkorn findet bald eine Zellteilung statt, durch welche die generative Zelle (= Antheridiummutterzelle) abgegeben wird.

Bei der Anlage und Ausbildung der generativen Zelle im Pollenkorn handelt es sich nach den Untersuchungen von Friemann (1910) und Wefelscheid (1911) um ganz charakteristische Vorgänge. Die bei der Teilung des primären Pollenkerns auftretende Kernspindel setzt sich breit an die Pollenwand, indem sich ihre Fasern einzeln, manchmal mit einem feinen Knötchen, an der Hautschicht befestigen.

Auch die Ausbildung der Scheidewand zwischen der kleinen bikonvexen generativen und der großen vegetativen Zelle erfolgt in einer besonderen Weise. Der Phragmoplast des primären Pollenkerns biegt sich so stark nach außen, daß seine randständigen Strahlen die Pollenwand treffen, und die aus den äquatorialen Anschwellungen der sich verkürzenden und sich dementsprechend verdickenden Fasern entstehende Hautschicht die Pollenwand erreicht.

In dieser Hautschicht entsteht die Scheidewand, deren Substanz aber später resorbiert wird, und so liegen dann beide Zellen, jede von einer eigenen Hautschicht umgeben, vollkommen getrennt nebeneinander.

Bald darauf läßt sich ein charakteristischer Vorgang beobachten, durch den die generative Zelle in ihre vegetative Schwesterzelle gelangt. Es erfolgt zunächst eine Gestaltsveränderung der generativen Zelle, sie geht aus der linsenförmigen in eine kugelförmige Gestalt über. Darauf folgt eine Längs-

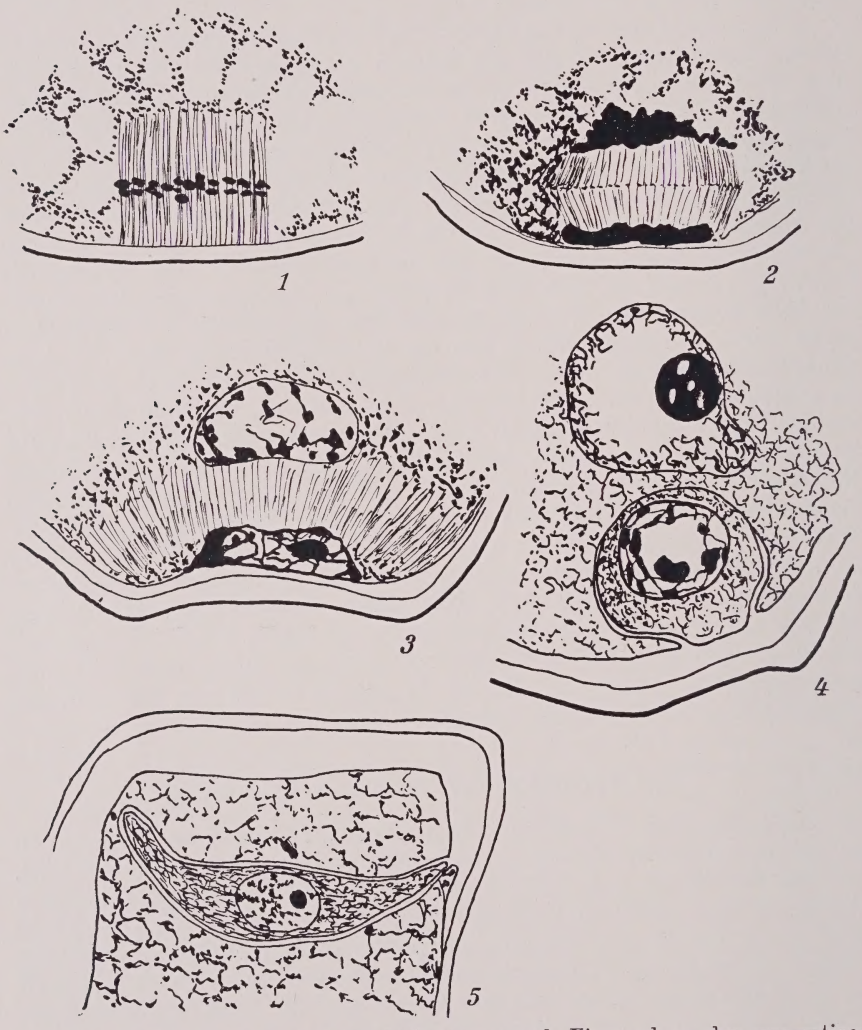


Abb. 186. Teilung des primären Pollenkerns und Einwandern der generativen Zelle in die vegetative.
1—4 *Magnolia Yulan*, 5 *Asclepias Cornuti*. Vergr. 1550.
(Nach Wefelscheid 1911.)

streckung der generativen Zelle gegen die Mitte des Pollenkorns, wobei die vegetative Zelle eingestülpt wird, die Berührungsfläche der generativen Zelle mit der Pollenwandung sich aber verringert. Ist nun schließlich die generative Zelle ganz von der Pollenwandung frei geworden, so schließen sich hinter ihr die vegetativen Hautschichtränder zusammen. Das Stück der Hautschicht der vegetativen Zelle, welches die generative Zelle um-

gibt, wird an der Stelle, wo der Zusammenschluß stattgefunden hat, abgeschnürt. Die generative Zelle liegt alsdann frei in ihrer größeren Schwesterzelle, beide sind aber durch eigene Hautschichten gegeneinander abgegrenzt. Die generative Zelle nimmt dann Spindelform an.

Die Vorgänge, welche sich als Beziehungen zwischen der generativen und vegetativen Zelle eines Pollenkorns darstellen, lassen sich nicht aus der Fähigkeit nur einer dieser Zellen erklären. Vielmehr sind beide Zellen als tätig aufzufassen. Der aktive Anteil der einzelnen Zelle dürfte bei den verschiedenen Pflanzen variabel sein.

Der Kern der generativen Zelle hat eine geringere Größe als der Kern der vegetativen Zelle. Auch die Struktur der beiden Kerne zeigt große Unterschiede. Der generative Kern enthält sehr dicht gespeichertes Chromatin, während der vegetative Kern eine bedeutend lockerere Anordnung des Chromatins erkennen läßt. Häufig ist das Chromatin des generativen Kerns derartig regelmäßig angeordnet, daß er den Eindruck eines sich in Teilung befindenden Kernes macht.

Während der vegetative Kern einen sehr gut ausgebildeten und großen Nukleolus besitzt, weist der generative Kern überhaupt keinen oder einen bedeutend kleineren auf.

In einigen Fällen wird bei der Teilung des primären Pollenkerns keine generative Z e l l e abgetrennt, sondern beide Kerne liegen frei im Zytoplasma des Pollenkorns. Derartige Angaben liegen vor von S c h ü r h o f f (1919) für *Sambucus nigra*, von H å k a n s s o n (1924) für *Epilobium hirsutum* und von P i e c h (1924) für *Scirpus lacustris* L.

Sobald die Pollenkörner auf der Narbe des Fruchtknotens angelangt sind, beginnt die Keimung des Pollenschlauches. Die innere zarte Haut des Pollenkorns = Intine wächst zum Pollenschlauch aus, der, durch chemotropische Reize geführt, in den Fruchtknoten hineinwächst und bis zur Samenanlage vordringt, um dort die Befruchtung vorzunehmen.

Zu bemerken ist, daß bei manchen Wasserpflanzen keine Intine ausgebildet wird, z. B. bei *Ruppia* (M u r b e c k 1902), *Zannichellia*, *Najas* (J ö n s s o n 1884), *Ceratophyllum* (S t r a s b u r g e r 1902) und *Enalus* (S v e d e l i u s 1904).

Die Bildung der Spermakerne.

Schon wenige Stunden nach der Bestäubung beginnt die Keimung des Pollenschlauches und gleichzeitig spielt sich normalerweise die Teilung des generativen Kerns ab. Zuerst wandert der vegetative Kern in den Pollenschlauch ein und hierauf folgt ihm die spindelförmige generative Zelle. Sie teilt sich z. B. bei *Lilium Martagon* noch, während der Pollenschlauch zwischen den Papillen der Narbe einherkriecht. Die in den Griffelkanal gelangten Pollenschläuche führen bereits, abgesehen von dem vegetativen Kern, zwei voneinander getrennte generative Kerne. Noch innerhalb des Pollenkorns pflegt der generative Kern in die Prophasen seiner Teilung einzutreten. In seltenen Fällen kann es passieren, daß er es in einem Pollenkorn, dessen Keimung aus irgendwelchen Gründen versagte, bis zum Spindelstadium bringt.

Bei *Lilium Martagon* ist der in den Pollenschlauch gelangte generative Kern noch in seiner Zelle eingeschlossen. Die beiden Enden der generativen Zelle pflegen sich alsbald etwas abzustumpfen. Der generative Kern macht

nun rasch die Stadien durch, die zur Spindelbildung führen. Die Kernplatte muß sich in die engen Raumverhältnisse des Pollenschlauches fügen. Sie streckt ihre Elemente gerade, in Richtung der Pole, so daß deren äquatoriale

Abb. 187. *Lilium Martagon.*
1 Kernspindel im Pollenschlauch mit längsgespaltenen Chromosomen; die Spindelfasern fast völlig verdeckt. 2 der generative Kern in Anaphase. Zwischen den Tochterkernanlagen, die noch durch eine Anzahl gestreckter Chromosomen zusammenhängen, die Verbindungsfäden mit der Zellplatte. 3 die beiden generativen Kerne eines älteren Pollenschlauches. Die Chromosomen langgestreckt, keine Kernwandbildung. Vergr. 1600. (Nach Strasburger 1908.)

Enden vorwiegend nur kurze hakenförmige Umbiegungen zeigen. Die polwärts gerichteten Teile der Chromosomen verdecken die Spindelfasern, die nur mit Mühe zwischen ihnen zu unterscheiden sind. Der Körper der

generativen Zelle ist an beiden Enden der Kernteilungsfigur meist noch zu erkennen, doch ist er dort inhaltsarm geworden, und seine Abgrenzung gegen das Zytoplasma zeichnet sich nur noch schwach. Dann folgt die Längsspaltung der Chromosomen und die Trennung der Tochterchromosomen, sowie ihr Auseinanderweichen nach entgegengesetzten Polen. Trotzdem die Zugfasern in der Äquatorialebene an den Tochterchromosomen befestigt sind, werden die polwärts gerichteten Enden der an der nämlichen Seite, an der sich das Mutterchromosom befand, verbleibenden Tochterchromosomen nicht oder nur vereinzelt über die Polstelle hinausbefördert. Es legen sich vielmehr die über die Pole hinausgeratenden Enden der Chromosomen in Windungen und bilden so an den beiden Enden des Teilungsbildes einen Knäuel. Sehr bald folgt die Ausbildung des Phragmoplasten, der häufig durch die noch zusammenhängenden Chromosomen in eine seitliche Lage gedrängt ist. Dieser Phragmoplast wird von äußerst zarten Verbindungsfäden aufgebaut, die im Äquator eine ebenfalls nur sehr schwach entwickelte Zellplatte aufweisen. Häufig scheint das Material zur Ausbildung des Phragmoplasten nicht zu reichen. Die Phragmoplasten schwinden sehr bald wieder, ohne daß ein nachweisbarer Rest von ihnen zurückbliebe. Die Kernanlagen werden dann durch die Zytoplasmaströmung weiter voneinander entfernt; vielleicht kommt ihnen auch Eigenbewegung zu. Von irgendwelchen Abgrenzungen besonderer Plasmamassen um die generativen Kerne findet sich bei *Lilium Martagon* keine Spur mehr.

Auffällig ist die sehr schwache Ausbildung der Wandung um die generativen Kerne. Zugleich macht sich an den generativen Kernen das Bestreben geltend, im Knäuelstadium zu verharren, ohne den vollen Ruhezustand zu erreichen. Dann ragen die Chromosomen an ihren Enden direkt in das Zytoplasma des Pollenschlauches hinein, ohne durch eine Kernwandung von ihm abgegrenzt zu sein. Da die Pollenschläuche bei fortschreitender Längenzunahme noch schmäler werden, so strecken sich die Chromosomen solcher Kerne fast völlig gerade und bilden Bündel dicht zusammengedrängter Stäbchen. In einigen Fällen kann man sogar diese Chromosomen in die Stadien einer neuen Längsspaltung eintreten sehen; eine Teilung durchzuführen gelingt einem solchen Kern bei *Lilium* nicht.

Im allgemeinen gibt die generative Zelle, nachdem ihr Kern geteilt ist, ihre Selbständigkeit auf. Dann ist es auch mit der Teilungsmöglichkeit der generativen Kerne zu Ende. Daher können die generativen Kerne es bei *Lilium* wohl zu einer nochmaligen Längsspaltung bringen, eine Trennung ihrer Längshälften findet aber nicht statt, weil hierzu die Mitwirkung der Spindelfasern, die aus dem Zytoplasma der Zelle hervorgehen, notwendig ist. Die drei Kerne wandern an der Spitze des Pollenschlauches weiter und grenzen den leeren Pollenschlauch hinter sich von Zeit zu Zeit mit einem Kallosepfropfen ab.

Gelegentlich können die beiden generativen Kerne zu einer nochmaligen Teilung übergehen. Strasburger (1884) stellte dies bei einigen *Ornithogalum*-Arten, bei *Scilla nutans* sowie Schniewind-Thies (1901) bei *Scilla sibirica* und Umiker (1920) bei *Helosis guyanensis* fest. Diese überzähligen Teilungen mögen sich einstellen können, wenn aus irgendeinem Grunde, vielleicht infolge übermäßiger Ernährung, die generativen Tochterzellen erhalten bleiben und weiter wachsen. Haben die generativen Zellen in den angiospermen Pollenschläuchen ihre Selbständigkeit erst aufgegeben, so ist es mit der Teilungsmöglichkeit ihrer

Kerne zu Ende. Daraus, daß bei den Monokotylen sich stets beide generative Kerne nochmals teilen, wenn es zu einer derartigen überzähligen Teilung kommt, kann man mit großer Sicherheit darauf schließen, daß vorher eine zweikernige generative Zelle vorgelegen hat.

Von Elfving (1878) wurde die wiederholte Teilung der generativen Zellen im ungekeimten Pollenkorn von *Andropogon campanus* beschrieben. Osterwalder (1898) beobachtete bei *Aconitum Napellus* in einem Pollenschlauch drei generative Kerne, was augenscheinlich auf die nochmalige Teilung des einen Kerns zurückzuführen war; ebenso fand er einmal drei generative Kerne in der Eizelle zur Zeit der Befruchtung. Bei *Scilla sibirica* fand Schniewind-Thies ausnahmsweise in einem gekeimten Pollenkorn fünf Kerne, was auf eine nochmalige Teilung der beiden generativen Kerne schließen läßt.

Bei der *Orchidee Spathoglottis plicata* wurden von Suessenguth (1923) in den Pollenschläuchen mitunter vier bis fünf, in einem Falle sogar acht Kerne gezählt. In letzterem Fall gingen, der Form nach zu schließen, vier aus der Teilung des ursprünglichen Pollenschlauchkerns hervor. Bei vier- und fünfkernigen Schläuchen sind es anscheinend nur die generativen Kerne, die sich nochmals teilen und auch hier paarweise beisammenliegen.

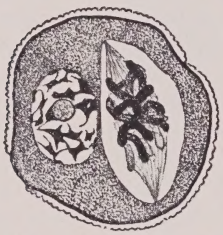


Abb. 188. *Adoxa moschatellina*. Teilung der generativen Zelle innerhalb des Pollenkorns. Das gesamte Zytoplasma wird bei der Spindelbildung verbraucht. Vergr. 1350. (Nach Lagerberg.)

In manchen Pollenkörnern der Angiospermen teilt sich der generative Kern bereits vor der Keimung des Pollenschlauchs, so daß die reifen Pollenkörner drei Kerne enthalten. Dies Verhalten des generativen Kernes ist nicht von bestimmten Bedingungen abhängig, sondern findet sich als Arteigentümlichkeit bei verschiedenen Pflanzen aus ganz verschiedenen Pflanzengruppen. Bei den Monokotylen sind die *Helobiae*, *Glumiflorae* und zum Teil die *Spadiciflorae* mit dreikernigen Pollenkörnern vertreten, während die nächstfolgenden Ordnungen der *Enantioblastae*, *Liliiflorae*, *Scitamineae* und *Gynandrae* mit Ausnahme vor allem der *Juncaceae* und anderer vereinzelter Fälle bisher nicht beteiligt sind.

Unter den Dikotylen sind sowohl unter den Choripetalen als auch unter den Sympetalen dreikernige Pollenkörner zu finden z. B.:

Choripetalae: Urticinae (*Ulmus*), *Centrospermae* (*Melandrium*, *Stellaria*, *Agrostemma*), *Rhoeadinae* (*Papaver*, *Hesperis*), *Gruinales* (*Erodium*, *Geranium*), *Tricoccae* (*Callitriche*), *Umbelliflorae*, *Opuntinae* (*Cereus*).

Sympetalae: Asclepiadaceae (*Asclepias*), *Tubiflorae* (*Asperifolieae*), *Rubiinae*, *Aggregatae*.

Diese Aufstellung, die ich einer meiner Arbeiten (1919) entnehme, läßt sich zurzeit noch wesentlich erweitern, und gerade neuere Beispiele haben gezeigt, daß diesem Merkmal eine hervorragende systematische Bedeutung zukommt.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet stellt die Verlegung der Teilung des generativen Kerns in das Pollenkorn einen weiteren bzw. letzten Schritt in der Richtung vor, die gesamte Ausbildung der Haploidgeneration auf der diploiden zu Ende zu führen. Es handelt sich also bei diesem Merkmal

um das letzte Glied einer fortschreitenden Entwicklung. Hervorzuheben ist noch, daß eine Teilung der Antheridiummutterzelle im Pollenkorn bei den Gymnospermen nur bei *Ephedra*, also auch als Endglied der Entwicklung vorkommt.

Bemerken möchte ich bei dieser Gelegenheit noch, daß sehr häufig, soweit die bisherigen Literaturangaben eine Nachprüfung erlauben, das Merkmal der Dreikernigkeit mit dem eines mehr oder weniger ausgebildetem Antherenperiplamodiums zugleich vorkommt, z. B. bei den *Helobiae*, den *Araceen*, und unter den Dikotyledonen bei den *Compositen* und bei den *Geraniaceae*. Doch sind anderseits eine Anzahl Familien einwandfrei festgestellt, bei denen wir diese Beziehungen nicht vorfinden.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß die Dreikernigkeit des Pollenkorns den letzten Schritt in der Richtung vorstellt, die gesamte Ausbildung der haploiden Generation auf der diploiden zu Ende zu führen. Wir müssen daher von diesem Standpunkt aus erwarten, daß diese Entwicklungstendenz sich in den verschiedensten Ästen des natürlichen Systems bemerkbar macht, und daß ferner ein Zurückkehren aus dem dreikernigen Stadium in das zweikernige nicht mehr stattfindet, da es sich um einen wesentlichen Fortschritt in der Entwicklung handelt.

Abb. 189. *Silphium terebinthinaceum*. Dreikerniges Pollenkorn. Vergr. 2400. (Nach Merrell 1900.)

Wenn wir z. B. den Stammbaum der Sympetalen nach Alexnat (1922) unseren Betrachtungen zugrunde legen, so sehen wir bereits, an diesem beschränkten Beispiel, daß die Dreikernigkeit der Pollenkörner ein gutes systematisches Merkmal für die vorgeschrittene Entwicklung abgibt. Die Tendenz der Dreikernigkeit der Pollenkörner hat sich unabhängig voneinander in den einzelnen Ästen des Stammbaums durchgesetzt, und niemals finden wir an diesem Beispiel, daß aus einer Familie mit dreikernigen Pollenkörnern eine solche mit zweikernigen Pollen abgeleitet ist. Ja, vielleicht können wir noch weiter gehen und einige Voraussagungen machen. So ist wohl mit einiger Sicherheit zu erwarten, da die *Sapotaceae* dreikernige Pollen besitzen werden. Vielleicht werden sich auch unter den *Solanaceae* schon einzelne Pflanzen finden, bei denen diese Entwicklungstendenz bereits durchgebrochen ist und die Dreikernigkeit der Pollenkörner schon erreicht ist. Wir sehen ferner an diesem Stammbaum, daß die Dreikernigkeit der Pollenkörner nur in den Endgliedern der Verzweigungen vorkommt. Hieraus ergibt sich, daß es sich hier um einen sehr jungen Typus handelt, daß aber anderseits in den verschiedenen Verzweigungen diese Entwicklungstendenz sich durchgesetzt hat und, wie wir wohl sagen können, sich noch durchsetzen wird. Die Dreikernigkeit der Pollenkörner ist also nicht nur als ausgezeichnetes Familienmerkmal zu verwenden, sondern sie zeigt uns gleichzeitig an, daß wir es hier mit Endgliedern bestimmter Entwicklungsrichtungen zu tun haben.

Hieraus ergibt sich jedenfalls, daß die Dreikernigkeit der Pollenkörner ein Kennzeichen von hoher systematischer Bedeutung ist.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß in manchen Familien bisher Arten mit dreikernigen Pollenkörnern nachgewiesen sind, aber

auch gleichzeitig von anderen Arten angegeben wird, daß sie nur zweikernige Pollenkörner besitzen. Ich möchte hierzu sagen, daß die Feststellung, ob es sich um zwei- oder dreikernige Pollenkörner handelt, in vielen Fällen außerordentlich schwierig ist.

Gerade bei den dreikernigen Pollenkörnern erschwert die starke Färbung des Polleninhaltes außerordentlich die Untersuchung.

Die Verwertbarkeit des Merkmals des dreikernigen Pollenkorns wurde von Schürhoff (1924) bei den *Geraniales* geprüft und ergab sehr bemerkenswerte Ergebnisse, wie aus der beifolgenden Zeichnung des *Columniferen*-Astes der Dikotyledonen auf Grund ihrer Serumreaktionen (Hoeffgen 1921) hervorgeht. Wir finden hier, daß der linke Ast mit Ausnahme der *Tropaeolaceen* nur dreikernige Pollenkörner besitzt, während

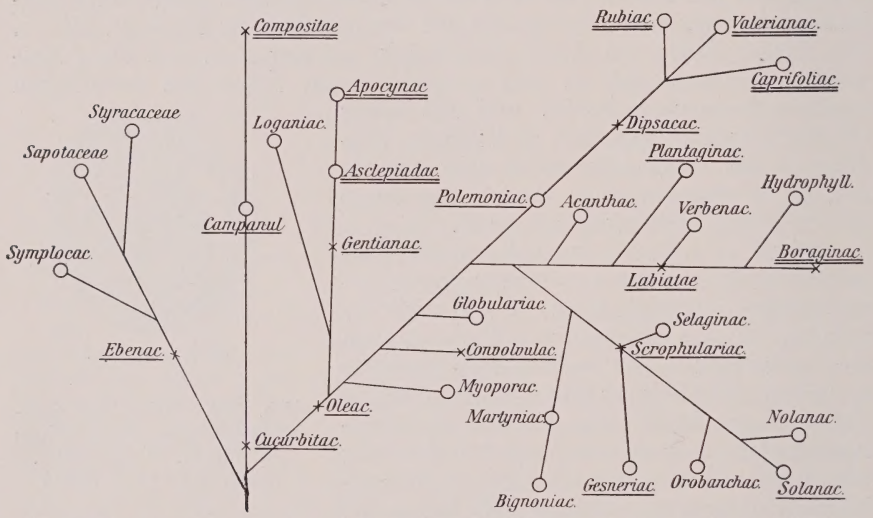


Abb. 190. Anordnung der *Sympetalen*-Familien nach ihren Serumreaktionen. (Nach Alexnat 1922.) Die Familien mit dreikernigen Pollen sind zweimal, die mit zweikernigen einmal unterstrichen. Die nicht unterstrichenen sind zurzeit noch nicht untersucht.

der andere Hauptzweig, abgesehen von den *Polygalaceen*, die Hoeffgen jedoch selbst mit einem Fragezeichen versehen hat, nur zweikernige Pollenkörner besitzt.

Ob nun von dieser Regel, daß die *Geraniales* dreikernige Pollenkörner besitzen, die *Tropaeolaceen* und die *Simarubaceen* (vielleicht auch die *Malpighiaceen*) abweichen, ist für die Systematik von sekundärer Bedeutung, da ja die Systematik nicht nur auf die zytologischen Kennzeichen angewiesen ist. Es ist auch zu betonen, daß das Kennzeichen der Dreikernigkeit des Pollens bei einzelnen Gattungen oder Arten einer Familie fehlen kann. Dies ändert aber an dem systematischen Wert des Kennzeichens nichts.

Bei einer Anzahl Pflanzen gibt es sowohl zwei- wie dreikernige Pollenkörner. So findet man bei *Iris versicolor* nach Sawyer (1917), daß zwar meistens die Teilung der generativen Zelle erst im Pollenschlauch eintritt, doch findet diese manchmal auch vorher statt. Dasselbe Verhalten tritt auf bei *Tulipa Gesneriana* (Elfving 1878), *Polygonatum multiflorum*

(Elfving 1878), *Iris xiphium* (Elfving 1878), *Iris sibirica* (Dodel 1891), *Althaea officinalis*, *Malva silvestris* und *M. rotundifolia* (Wóycicki 1916, 1917) usw.

Von Schürhoff (1922) wurde festgestellt, daß sich der generative Kern von *Viscum album* nach der Keimung des Pollenschlauches noch im

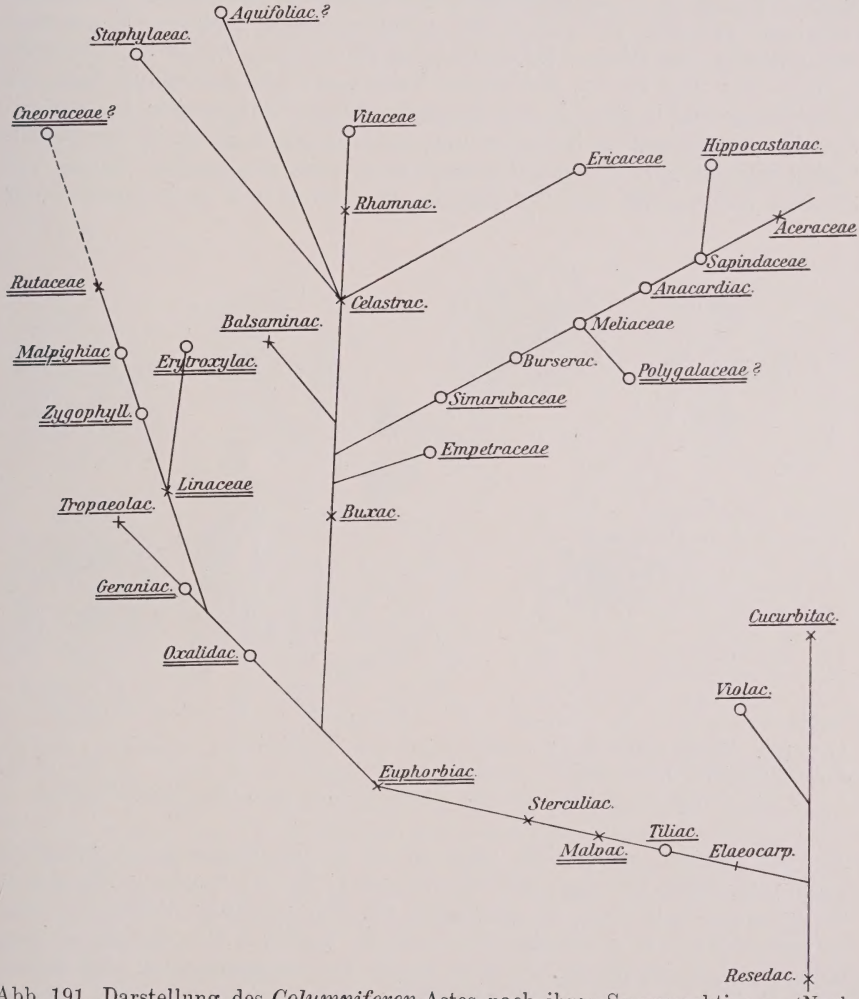


Abb. 191. Darstellung des *Columniferen*-Astes nach ihren Serumreaktionen. (Nach Hoeffgen 1921.) Die Familien mit zweikernigen Pollen sind einmal, die Familien mit dreikernigen Pollen sind zweimal unterstrichen. Die nicht unterstrichenen sind noch nicht untersucht.

Pollenkorn teilt, worauf erst dann die Kerne des Pollenkorns in den Pollenschlauch eintreten. Dieser einzige bisher bekannte Fall dürfte als Übergang zu den „dreikernigen" Pollenkörnern aufzufassen sein.

Bei einigen Pflanzen findet die Teilung des Spermakerns bald im Pollenkorn, bald im Pollenschlauch statt, z. B. bei verschiedenen *Iris*-Arten, ferner bei *Myricaria germanica* (Frisendahl 1912), *Primula officinalis* (Dahlgren 1916), *Richardia africana* (Gow 1913) u. a. m.

Der Verlauf der Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn sei nach Schürhoff (1919) an *Sagittaria sagittifolia* ausführlich wiedergegeben:

Das zweikernige Pollenkorn wird aus zwei einzelnen Zellen mit dem vegetativen bzw. generativen Kern gebildet. Die vegetative Zelle ist bei weitem die größere, sie umschließt die generative; der Kern ist im allgemeinen rundlich und zeigt ein verhältnismäßig lockeres Kerngerüst und einen großen runden Nukleolus; das Zytoplasma dieser Zelle ist sehr weitmaschig und besitzt zahlreiche Vakuolen. Die generative Zelle ist sichelförmig und besitzt ein engmaschiges fädiges Zytoplasma; der generative Kern ist ziemlich homogen und färbt sich mit Safranin fast gleichmäßig intensiv rot. Ein Kernkörperchen ist nicht vorhanden. In späteren Stadien lockert sich das Zytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar

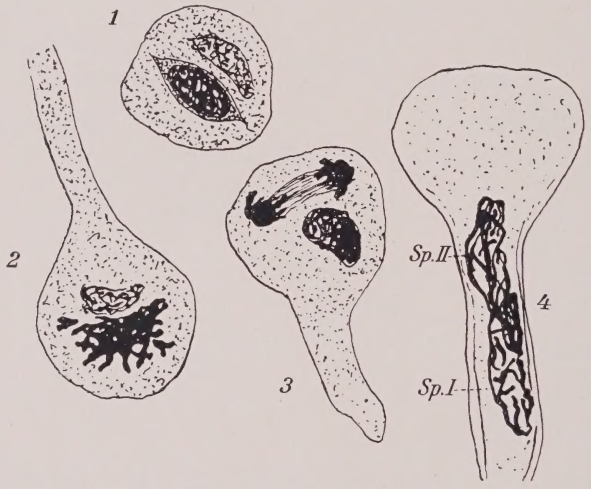


Abb. 192. *Viscum album.* 1 reifes Pollenkorn. 2 gekeimtes Pollenkorn, Teilung des generativen Kerns noch innerhalb des Pollenkorns. 3 wie 2. 4 die beiden Spermakerne im Pollenschlauch. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff 1922.)

um den Zellkern wesentlich, während es an der Peripherie etwa gleich bleibt; vor allem fällt auf, daß die Zellwand, die die vegetative Zelle von der generativen trennte, verschwunden ist. Die generative Zelle als solche ist jetzt nicht mehr vorhanden, doch sind die beiden Enden der Sichel jetzt besonders gut erkennbar. Sie sind bereits in Desorganisation und färben sich mit Safranin intensiv rot, während vorher das Zytoplasma der generativen Zelle sich durch Wasserblau rein blau gefärbt zeigte. Während die Pole der generativen Zelle also sich an den aus fadenförmigem Zytoplasma gebildeten Kappen leicht feststellen lassen, ist um den generativen Kern herum jede Abgrenzung der Zellmembran geschwunden. Zu bemerken ist noch, daß auf der dem vegetativen Kern abgewendeten Seite des generativen Kernes das Zytoplasma wesentlich dichter erscheint und eine Anzahl extranukleärer Nukleolen zeigt. Man gewinnt den Eindruck, daß es sich hierbei um frühere Bestandteile der generativen Zelle handelt. Der generative Kern läßt in diesem Stadium meistens schon die Windungen der dicken Chromosomen erkennen. Diese extranuklearen Nukleolen sind

vielleicht von Schaffner (1897) bei *Sagittaria variabilis* als die von ihm angegebenen Zentrosomen angesehen worden; auch die „Kappen" der generativen Zelle haben zu dieser Meinung verleiten können. Diese extranuklearen Nukleolen treten auch bei der Teilung der generativen Zelle im keimenden Pollenschlauch auf, wo sie z. B. von Körnicke (1906) beschrieben werden. Wir sehen also eine völlige Übereinstimmung in dem Verhalten des Zytoplasma der generativen Zelle bei den dreikernigen Pollenkörnern und bei der Teilung des generativen Kerns während der Keimung des Pollenschlauches.

Im Spindelstadium sind die Chromosomen ziemlich kurz und dick; die Spindelfasern sind nur sehr schwach ausgebildet; in der Umgebung der Spindel, besonders auf der dem vegetativen Kern abgewandten Seite, ist das Zytoplasma sehr dicht und enthält zahlreiche Nukleolen.

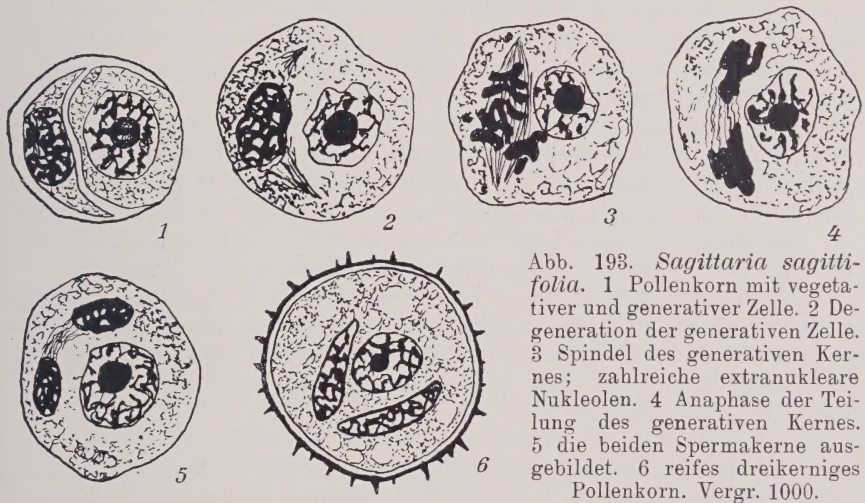


Abb. 193. *Sagittaria sagittifolia*. 1 Pollenkorn mit vegetativer und generativer Zelle. 2 Degeneration der generativen Zelle. 3 Spindel des generativen Kernes; zahlreiche extranukleare Nukleolen. 4 Anaphase der Teilung des generativen Kernes. 5 die beiden Spermakerne ausgebildet. 6 reifes dreikerniges Pollenkorn. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff 1919.)

In der Anaphase ist bemerkenswert, daß es nicht zu einer Anlage der Zellplatte kommt, der Phragmoplast ist nur schwach entwickelt. Wenn sich die Tochterkerne rekonstruiert haben, befinden sich die Spindelfasern des Phragmoplasten in Degeneration; eine Zellplatte gelangt nicht zur Ausbildung. Die Verteilung des Zytoplasmas ist ebenso wie in den vorhergehenden Stadien.

Im fertig ausgebildeten dreikernigen Pollenkorn haben sich die generativen Kerne in die Länge gestreckt, wozu der Anfang bereits bei der Anaphase der Kernteilung gemacht wurde. Ein Kernkörperchen ist nicht ausgebildet, dafür sind die Kerne fast in ihrer ganzen Masse gleichmäßig kräftig gefärbt.

Aus der frühzeitigen Degeneration der generativen Zelle und aus dem Fehlen der Zellwandbildung ergibt sich, daß den beiden generativen Kernen keine bestimmte Menge von Eigenplasma zugeteilt ist; hieraus müssen wir schließen und deshalb ist das Verhalten der dreikernigen Pollenkörner sehr lehrreich, daß für die Befruchtung als Träger erblicher Eigenschaften nur der Kern in Betracht kommt ohne Beteiligung des Zytoplasma. Denn an die Übertragung erblicher Eigenschaften durch das

Zytoplasma wäre nur zu denken, wenn durch genaue Abgrenzung für eine Individualisierung des Zytoplasmas der generativen Zellen Sorge getragen wäre.

Die Teilung der generativen Zelle verläuft bei anderen Arten häufig in etwas abweichender Form, doch findet sich im allgemeinen, daß keine zwei einzelne generative Zellen gebildet werden. Hierbei wird die ursprüngliche generative Zelle sehr langgestreckt, in der Mitte eingeknickt und bildet eine V-förmige Figur, dessen beide Schenkel jeder mit einem Kern versehen ist. Hier wäre noch auf die kritische Besprechung der bisherigen Angaben durch Strasburger (1908) einzugehen: Von *Najas major* konnte Guignard schon 1899 nachweisen, daß sie zu den Pflanzen gehört, deren generativer Kern bereits im ungekeimten Pollenkorn eine Zweiteilung erfährt. Während Guignard den ersten generativen Kern von einem Zellkörper deutlich umschlossen sieht und letzteren auch abbildet, hebt er weiter hervor, daß um die beiden aus ihm hervorgegangenen generativen Kerne nur mit großer Mühe eine eigene Zellhülle sich unterscheiden lasse. Er trägt sie in seine Figuren ein, doch tatsächlich nur als einen zweiten Umriß, der durch keinerlei Inhaltsmassen von der Kernwandung getrennt ist. Schon die um die Kernspindel und die darauf folgenden Teilungsstadien gezeichneten Umrisse grenzen nur inhaltsleere Zwischenräume von geringster Breite ab. In den Pollenschläuchen ist nach Guignard eine Hülle aus Eigenplasma um die generativen Kerne nicht mehr sichtbar.

Bei *Alisma Plantago* und *Sagittaria variabilis* sind nach Schaffner (1897) keine Zellkörper um die generativen Kerne abgegrenzt.

Im reifen Pollenkorn von *Silphium* ist nach Merrell (1900) der generative Kern auch schon geteilt. Der erste generative Kern soll von einer geringen Menge von hyalinem Zytoplasma umgeben sein, während seine Teilungsprodukte von dem gemeinsamen Zytoplasma des Pollenkorns direkt umgeben erscheinen.

Bei *Asclepias Cornuti* treten nach Stuart Gager (1912) die beiden generativen Zellen einander dicht angeschmiegt hinein. Sie zeigen zunächst noch schwache Spuren der zarten Wandung, die sie umgab, doch zuletzt schwinden auch diese vollständig. Herrig (1919) tritt anderseits für das Vorkommen von ausgebildeten Spermazellen bei *Butomus umbellatus* und *Echeveria Desmetiana* ein.

Entwicklungsgeschichtlich betrachtet stellt die Verlegung der Teilung des generativen Kernes einen weiteren bzw. den letzten Schritt in der Richtung dar, die gesamte Ausbildung der haploiden männlichen Generation auf der diploiden zu Ende zu führen. Vielleicht liegt der Nutzen für die Pflanzen darin, daß die Reifung im Pollensack ungestört zu Ende geführt werden kann, da ja die Zufälligkeiten, die eine ungestörte Teilung der Spermazellen während der Keimung gefährden könnten, ausgeschaltet sind. Darin, daß Pflanzen aus den verschiedensten Gruppen zu dieser Teilung übergegangen sind, dürfte ein Zeichen für die allgemeine Zweckmäßigkeit dieses Verhaltens zu finden sein und auch seine biologische Bedeutung liegen, denn daß es sich um eine entwicklungsgeschichtlich so früh aufgetretene Eigenschaft, die die Verteilung über die verschiedenen Pflanzengruppen erklären könnte, handeln sollte, ist ohne weiteres abzulehnen.

Von Umiker (1920) werden dreikernige Pollenkörner für *Helosis guyanensis* angegeben. Schon während das Pollenkorn zweikernig ist, schwindet die Membran der generativen Zelle.

Endlich sind hier solche Fälle anzuführen, wo regelmäßig wenige Pollenkörner bereits drei Kerne führen, die große Mehrzahl der Pollenkörner jedoch zweikernig ist. Hierher gehört vor allem *Tulipa Gemeriana*, gelegentlich wohl auch *Iris xiphium* und *Convallaria multiflora* (Elfving 1878). Anderseits verdient erwähnt zu werden, daß Strasburger den normal zweikernigen Pollen von *Convallaria polygonatum* durch Keimungsversuche mehrkernig machen konnte, während die Pollenschlauchbildung unterblieb.

Die Angaben, ob im Pollenschlauch zwei Spermazellen oder nur zwei nackte Spermakerne sich finden, lauten häufig für die gleiche Pflanze je nach dem Autor verschieden. Hier dürften die Untersuchungen Herrigs (1922) ziemliche Klarheit geschaffen haben. Bei Pollenschlauchkulturen von *Lilium candidum* zeigten sich alle nur möglichen Fälle, eine zweikernige Spermazelle, zwei Spermazellen und nackte Spermakerne, welch letztere die Regel darstellen. Je nach der früheren oder späteren Auflösung der generativen Zelle scheint die eine oder andere Art der Teilung zu persistieren, wobei im ersteren Falle Spermazellen, im letzteren freie Spermakerne das Resultat sind. Die Auflösung des generativen Plasmas im Pollenschlauch von *Lilium candidum* erfolgt allmählich, und es ist oft schwer zu entscheiden, ob ursprünglich Spermazellen oder freie Kerne gebildet worden sind, da auch diese noch eine Zeitlang plasmatische Reste mit sich zu schleppen vermögen. Wir haben es, worauf Herrig hinweist, in bezug auf die Ausbildung der männlichen Geschlechtsgeneration mit einem labilen Organismus zu tun, dessen Entwicklung noch nicht abgeschlossen und so gefestigt ist, daß nicht gelegentliche Rückschläge, sei es durch äußere oder innere Ursachen veranlaßt, auftreten können.

Für *Iris versicolor* gibt Sawyer (1917) ein ganz ähnliches Verhalten an.

Viel beachtet worden ist ferner die Angabe von Juel (1907), daß bei *Saxifraga granulata* im Pollenschlauch stets nur nackte Kerne zu finden waren, während sich nach der Entleerung des Pollenschlauchinhaltes im Embryosack zarte Plasmahüllen um die Kerne erkennen ließen. Schürhoff (1925) konnte ein solches Verhalten bei *Saxifraga* nicht bestätigen und hält die Bilder für Kunstprodukte, die durch das alkoholische Fixierungsmittel hervorgerufen waren.

Daß aber anderseits die Spermazellen auch bis zur Befruchtung erhalten bleiben können, ergibt sich aus den Befunden von Wylie (1923). Bei der Befruchtung von *Vallisneria spiralis* werden ganze Sexualzellen übertragen; die zu den Polkernen wandernde Spermazelle gibt aber im Embryosack ihr Plasma ab und der nackte Kern „befruchtet" den sekundären Embryosackkern.

Daß die Bildung freier Spermakerne oder anderseits zweier Spermazellen nicht von wesentlicher Bedeutung ist, dürfte sich daraus ergeben, daß nächst verwandte Arten die beiden verschiedenen Typen aufweisen können. So zeigte z. B. Piech (1924), daß bei *Scirpus lacustris* L. stets nur zwei nackte Spermakerne vorhanden sind, während bei *Scirpus paluster* L. stets zwei spindelförmige oder kugelige Spermazellen gebildet werden. Entgegen den Angaben von Stuart Gager (1902) gibt Finn (1925) für *Asclepias cornuti* die Bildung von Spermazellen an; desgleichen fand er auch Spermazellen bei *Vincetoxicum nigrum* und *V. officinale*.

Hie und da treten Abnormitäten in der Entwicklung einzelner Pollenkörner auf. So kommt es nach Overton (1891) bei *Lilium Martagon*

zuweilen vor, daß bei der Teilung des primären Pollenkerns keine generative Zelle gebildet wird, daß also beide Kerne frei im Pollenkorn liegen. Da, wo die Bildung dieser generativen Zelle ausbleibt, findet auch keine Differenzierung der beiden Kerne statt, beide besitzen dann gleiche Struktur und dieselbe Anziehungskraft für Farbstoffe. Ferner trifft man zuweilen hypertrophische Pollenkörner, die fast ein doppelt so großes Volumen wie die normalen Körner besitzen, ihre Exine ist sehr dünn, die einzelnen Felder derselben bedeutend größer als bei den normalen Pollenkörnern. Besonders eigentümlich ist die Beschaffenheit ihrer Kerne, die entweder alle beide homogene, sich stark färbende Massen bilden, die strahlenförmige Fortsätze aussenden, oder es ist der vegetative Kern in einzelne Körnchen zerfallen, die nur durch sehr dünne Fäden miteinander verbunden sind. Es scheint auch bei diesen hypertrophischen Körnern keine generative Zelle gebildet zu werden oder sie wird frühzeitig wieder resorbiert.

Ähnliche Abnormitäten finden sich nach Schürhoff (1913) bei den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*. Bei der Teilung des primären Pollenkerns werden in einzelnen Körnern die Chromosomen nicht an die zwei Pole befördert, sondern verteilen sich mehr oder weniger infolge Desorganisation der Spindelfasern in der ganzen Zelle. Jedes der einzelnen Chromosomen bildet nun einen kleinen Kern. Die Kerne, die man als Karyomeren, Karyomeriten oder Teilkerne bezeichnet, haben das Bestreben wieder miteinander zu verschmelzen, so daß man zuletzt Pollenkörner mit zwei freien gleichmäßig ausgebildeten Kernen findet (siehe Abb. 56).

Ähnliche Stadien von Karyomerenbildungen werden z. B. von Grégoire und Wygaerts (1903) bei *Trillium cernuum* beschrieben und zwar bei der Telophase der homöotypischen Teilung.

Gates trat dafür ein, daß Karyomerenbildung in den Pollenkörnern ein Zeichen für den Bastardcharakter einer Pflanze sei. Lary de Latour (1908) lehnt diese Auffassung jedoch ab, da er auch bei *Agave attenuata*, die seit jeher als gute Art angesehen wird, Versprengung von Chromosomen und Zwergkernbildung fand.

Gelegentlich lassen sich bei den vegetativen Kernen von *Lilium*, wenn der Pollenschlauch auf der Narbe aus irgendeinem Grunde nicht zur Teilung kommt, Vorbereitungen zu Amitosen oder auch schon vollzogene Amitosen auffinden.

Ebenfalls auf amitotische Teilung sollen nach Strasburger (1908) die von Smith (1898) beschriebenen beiden vegetativen Kerne in den Pollenkörnern von *Eichhornia crassipes* zurückzuführen sein, doch hat Schürhoff (1922) nachgewiesen, daß der vegetative Kern sich hier nach Abgabe des generativen Kerns nochmals mitotisch teilt, eine Tatsache, die bisher völlig vereinzelt dasteht. Tischler (1922) faßt dies Verhalten als Prothalliumbildung auf. Eine Erklärung für diese Abnormität fehlt bisher. Endlich hat Fullmer (1899) auch Amitosen, die sechs bis acht Kerne liefern können, für den vegetativen Kern des Pollens von *Hemerocallis fulva* angegeben, doch dürfte es sich in diesem Fall um die von Schürhoff (1913) beschriebenen Karyomeren handeln.

Unter abnormen Bedingungen können auch die generativen Kerne zu Amitosen schreiten, wie dies z. B. Chamberlain (1897) für *Lilium tigrinum* und *Lil. auratum* schildert.

Jeffrey (1914) tritt ganz allgemein dafür ein, daß Pollendegeneration ein Kennzeichen für die Bastardnatur der betreffenden Pflanze sei. Er

beschreibt eine teilweise Sterilität des Pollens, z. B. bei den Monokotyledonen, wo vielfach die hybride Abstammung schon bekannt ist (*Iris*, *Narcissus*, *Tulipa*, *Lachenalia Nelsoni*). Noch zahlreicher sind die Beispiele für schlechte Pollenausbildung bei den Dikotyledonen. Bei *Sorbus* hatte nur eine japanische Art gut ausgebildeten Pollen, während *Sorbus aucuparia* und zwei nordamerikanische Arten (*amicana* und *sambucifolia*) „Bastardpollen" hatten. Ähnliche Verhältnisse sind zu beobachten in der Gattung *Prunus*, *Rubus*, bei vielen Gartenpflanzen, *Fuchsia*, *Epilobium*, wo *hirsutum* Bastardnatur verriet, im Gegensatz zu *angustifolium*. Besonders erwähnt sei noch *Oenothera*, wo aus der Beschaffenheit des Pollens auf die Bastardnatur von *Oe. biennis* und *Lamarckiana*, sowie von mehreren Mutanten geschlossen wird. Eine Ausnahme ist jedoch *Oe. grandiflora*. Ähnlich wie bei *Oenothera* liegen die Verhältnisse bei den *Rosaceae*.

Über bestimmte Unregelmäßigkeiten während der Reduktionsteilung liegen Veröffentlichungen, z. B. von Rosenberg (1907 und 1909) und Tischler (1906, 1908, 1910) vor. Meistens handelt es sich hier um das Auftreten von Einzelchromosomen neben den normalen Doppelchromosomen und eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne.

Ebenso häufig findet eine Versprengung einzelner Chromosomen statt, wodurch Karyomerenbildung und im Anschluß daran die Bildung von mehr als vier Pollenkörnern in einer Tetrade erfolgt.

Derartige Chromosomenversprengungen kommen besonders häufig bei Bastarden vor, so daß man hieraus direkt auf die Bastardnatur der betreffenden Pflanze hat schließen wollen. Die Erscheinung ist vielleicht nur ein Anzeichen degenerativer Vorgänge, das z. B. häufig bei apogamen Pflanzen, z. B. *Hieracium excellens* (Rosenberg 1907), auftritt.

Die Frage, ob Pollensterilität ein Kriterium für die Bastardnatur der betreffenden Pflanze sei, wurde von Gates und Goodspeed (1916) an einer Reihe geographisch isolierter kalifornischer Pflanzen, die keine Gelegenheit zur Bastardierung hatten, geprüft. So haben *Trillium sessile giganteum*, *Scoliopus Bigelovii*, *Dirca occidentalis*, *Ranunculus californicus* und *Fritillaria lanceolata floribunda* schlechte Pollenentwicklung. Die Autoren kommen zu dem Schluß, daß schlechter Pollen nicht notwendigerweise ein Zeichen der Bastardierung ist, sondern daß Pollensterilität ein physiologisches Verhalten darstellt, welches auf verschiedenen Ursachen beruhen kann, unter denen Bastardierung und Mutation nur zwei darstellen.

Die Veränderungen in Pollenkörnern, die man bei Bastardpollen beobachtet, sind deshalb nicht spezifisch für Bastardpollen, weil einesteils viele Bastardpollen normal ausgebildet sind, anderseits die Unregelmäßigkeiten künstlich hervorgerufen werden können. So konnte Borgenstam (1922) zeigen, daß die von Tischler studierte *Syringa chinensis* ihre Abnormitäten bei der Pollenbildung nicht dem Bastardcharakter als vielmehr dem Einfluß von Kälte verdankt.

Ferner fanden Blakeslee, Belling, Farnham und Bergner (1922), daß bei *Datura Stramonium* durch Kälteeinwirkung 80 % schlechte Pollen gebildet wurden.

Im Anschluß hieran ist noch der von Nawaschin (1911) beschriebene Fall von Chromatindimimution bei *Tradescantia virginica* zu erwähnen. Bei der homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen werden auf die vier Pollenzellen eine ungleiche Zahl von Chromosomen verteilt.

Zwischen den deutlich hervortretenden Chromosomen findet sich ein kleiner Nukleolus; bei der ersten Teilung wird dieser mit x bezeichnete Körper meistens derjenigen Zelle zugeteilt, die mit 11 Chromosomen ausgestattet ist. Die Verteilung der chromatischen Elemente nach der heterotypischen Teilung kann also so dargestellt werden: 12 Chr. / 11 Chr + x. Es kann aber auch ein Chromosom in jeder Tochterzelle eliminiert worden sein und der Nukleolus kann sich auf beide verteilt haben nach der Formel:

11 Chr. + x / 11 Chr. + x.

Es ist also die Möglichkeit der Ausbildung von dreierlei verschiedenen Pollenkörnern mit den Chromosomenzahlen 12, 11 und 11 + x gegeben, wodurch bei den Nachkommen 24, 23 und 22 chromosomige Rassen würden auftreten können.

Eine Anzahl Mißbildungen von Pollenkörnern wird von W i l l e (1886) beschrieben.

Bei *Helianthemum spec.*, *Inula Helenium*, *Clematis recta* und *Lappa tomentosa* fand sich gelegentlich eine Pollenmutterzelle, die sich zu nur einem Pollenkorn entwickelt hatte, bei *Aconitum Napellus*, *Asparagus officinalis*, *Azalea indica*, *Begonia spec.*, *Convallaria multiflora*, *Saxifraga caespitosa* und *Syringa vulgaris* waren gelegentlich nur zwei Pollen entwickelt. Drei Pollen aus einer Pollenmutterzelle wurden bei *Azalea indica*, *Lonicera coerulea* und *Saxifraga* gefunden.

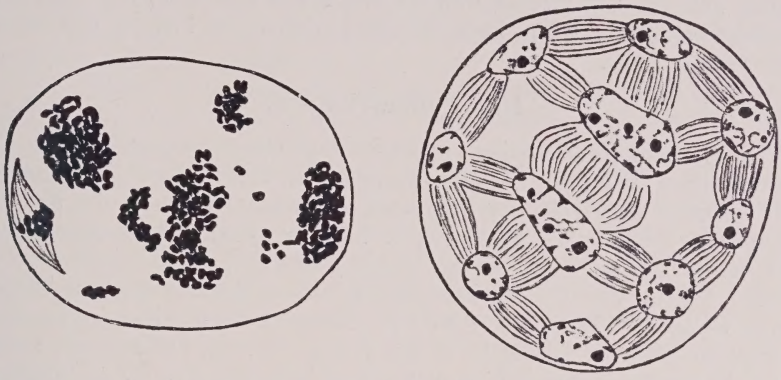
Bei *Ampelopsis hederacea*, *Azalea indica*, *Charitzania ilicifolia*, *Funkia ovata*, *Lonicera coerulea*, *Prunus cerasus*, *Rumex patientia*, *Scleranthus annuus*, *Stellaria glauca*, *Symphytum officinale* und *Syringa persica* beobachtete W i l l e fünf Pollenkörner, während sich bei *Cornus sanguinea*, *Elatine hexandra*, *Fuchsia spec.* und *Lonicera coerulea* fünf und bei *Fuchsia* sieben und vierzehn, bei *Azalea indica* acht und bei *Lonicera coerulea* acht und zwölf Pollenkörner aus einer Pollenmutterzelle entwickelt hatten.

Es ist ersichtlich, daß diese Abnormitäten im stärksten Grade bei kultivierten Pflanzen auftreten. Manchmal treten Störungen in der Ausbildung der Pollenkörner auf; ihre Entwicklung wird nicht zu Ende geführt. Haben wir es hier mit einer stets wiederkehrenden Eigenschaft zu tun, so tritt, wenn die Degeneration der männlichen Sexualorgane abwechselnd mit einer solchen der weiblichen stattfindet, Monözie oder Diözie auf. Ist die Degeneration aber auf das Mikrosporangium beschränkt, so geht die Pflanze zur apogamischen Fortpflanzung über. Finden wir daher bei einer Pflanze, daß der Anthereninhalt verkümmert ist, so können wir mit großer Wahrscheinlichkeit auf das Vorhandensein einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung schließen.

Bei *Eupatorium* sind nach H o l m g r e n (1916, 1919) oft auch die Wände, welche die Pollenmutterzellen trennen, schwach entwickelt oder fehlen sogar, so daß sich durch die allotypischen Teilungen, deren Mechanismus auch häufig gestört ist, ein Wirrwarr von kleinen und großen Kernen in einem gemeinsamen Plasmastrang bildet, wobei es gewöhnlich nicht möglich ist, die Abkömmlinge einer jeden Pollenmutterzelle zu unterscheiden.

Die Pollenkörner stellen, wie bereits erwähnt, Mikrosporen dar; sie sind also geschlechtlich bereits festgelegt. Diese Festlegung kann, worauf wir noch zu sprechen kommen, in einer Veränderung des Chromosomen-

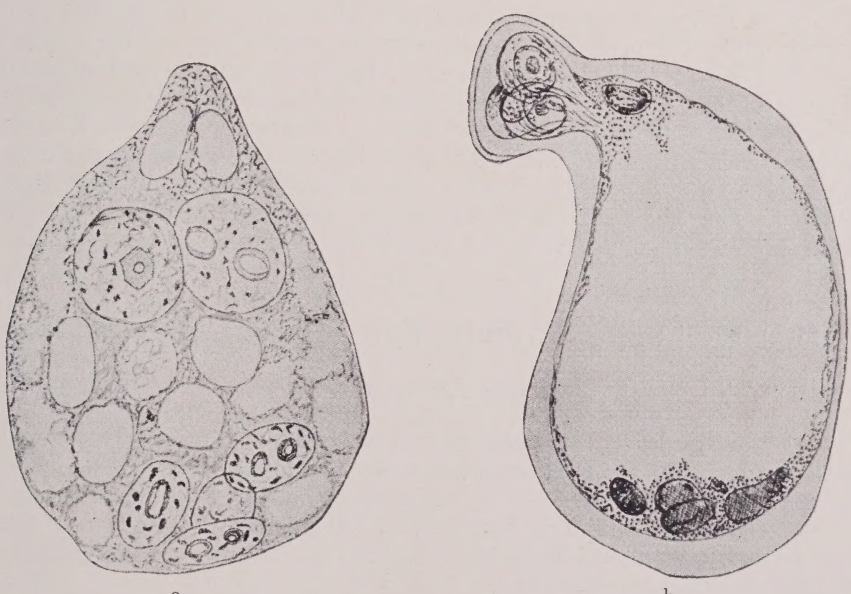
satzes bedingt sein; bei hermaphroditen Pflanzen kommt diese geschlechtliche Differenzierung aber nur durch Dominanz der männlichen (bzw. weib-



a b

Abb. 194. *Eupatorium glandulosum.* Pollenmutterzellen nach den zweiten Teilungen. a durch Verschmelzung kleiner und großer Kernspindeln entstandenes Konglomerat. b häufiges Endprodukt der unregelmäßigen Teilungen. Man achte auf die „Verbindungsfasern" zwischen den vielen „Tetradenkernen". (Nach Holmgren.)

lichen) Tendenz am Vegetationspunkt der Anthere (bzw. des Ovars) zustande. Jede Dominanz ist dadurch gekennzeichnet, daß sie reversibel ist,



a b

Abb. 195. *Hyacinthus orientalis.* Pollenkörner aus petaloiden Antheren. a auf dem Wege zu einer Art „Embryosackbildung", b zu einem typischen Embryosack ausgewachsen. (Nach Němec.)

und so werden wir uns nicht wundern, wenn auch gelegentlich die männliche Dominanz wieder verschwindet und das sexuell differenzierte Gewebe

wieder vegetativ (hermaphrodit) wird oder sogar nach der entgegengesetzten Seite ausschlägt und dadurch aus den Mikrosporen sogar Makrosporen werden können. Ein solcher Fall ist von Němec (1898) bei *Hyacinthus orientalis* beschrieben. Die Pollenkörner bildeten sich hier zu regelrechten Embryosäcken aus.

Der Pollenschlauch.

Die Pollenkörner treiben meistens nur einen Pollenschlauch; viele Arten treiben, wie z. B. bei den *Cucurbitaceen* zahlreiche Pollenschläuche, doch wandern die Kerne nur in einen Pollenschlauch hinein, der dann die Befruchtung vermittelt. Gelegentlich kommen auch Verzweigungen der Pollenschläuche vor, z. B. bei *Iris* (Sawyer 1917).

Bei Kultur von Pollenschläuchen neben dem hängenden Tropfen kommt es nach v. Waldersdorff (1924) häufig zu einer Verzweigung der Pollenschläuche. Dies geht in der Weise vor sich, daß sich die Pollenschläuche an der Spitze gabeln, nachträglich werden keine Ausstülpungen gebildet. Bei Pollenschläuchen mit verzweigten Schläuchen befinden sich die Kerne vor der Verzweigung.

Auf die Reservestoffe des Pollenkorns soll hier nicht eingegangen werden; es sei nur bemerkt, daß man in manchen Fällen bei Pollen von Bastardpflanzen eine entsprechende Aufspaltung in die elterlichen Merkmale beobachten kann. So zeigen z. B. Bastarde von Zucker (Dextrin)- und Stärke-Mais bzw. Reis zu 50 % Stärkepollen und zu 50 % Dextrinpollen. Haben die Eltern verschieden geformte Stärkekörner in ihren Pollen, z. B. runde und spindelige Stärke (*Oenothera*), so findet man auch hier je 50 % der beiden entsprechenden Pollenkörner.

Der Pollenschlauch dient bei den Angiospermen in erster Linie zum Transport der Kerne, in einigen Fällen mag er auch dem umgebenden Gewebe Nährstoffe entnehmen, um sie seinen Kernen zuzuführen. Wie wir später noch sehen werden, ist er z. B. bei den *Oenotheraceen* zu einem Haustorium für den jungen Embryo umgewandelt; dies stellt aber ohne jeden Zweifel eine Progression dar und hat nichts mit dem haustorialen Charakter während des Wachstums des Pollenschlauches zu tun.

Der weibliche Gametophyt der Angiospermen.

Das Archespor.

Der weibliche Geschlechtsapparat einer Blüte wird als Gynäzeum bezeichnet; er kann aus einem oder mehreren Stempeln bestehen. Jeder Stempel gliedert sich in den Fruchtknoten, den Griffel und die Narbe.

Beginnen wir mit der letzteren. Ein Längsschnitt durch den Griffel und folglich auch durch die Narbe zeigt uns die Oberfläche der letzteren in lange Papillen ausgewachsen.

Der Griffel zeigt häufig eine Höhlung, den Griffelkanal, der den Weg des Pollenschlauches bildet. Die Wände des Griffelkanals sind mit Tapetenzellen versehen, deren Außenwände verschleimen.

Bei *Lilium Martagon* findet nach Strasburger (1908) und Schürhoff (1918) in den Tapetenzellen des Griffelkanals häufig amitotische Kernteilung statt, so daß die Zellen zwei- bis mehrkernig werden.

Es dürfte diese Einrichtung für den wachsenden Pollenschlauch vorteilhaft sein, sei es, daß chemotropisch wirksame Sekrete dieser infolge ihres Kernreichtums intensiv physiologisch tätigen Zellen ausgeschieden werden, sei es, daß durch die erhöhte Tätigkeit eine stärkere Nahrungszufuhr für den Pollenschlauch veranlaßt wird.

Bei *Adoxa* und *Sambucus* finden wir nach Lagerberg (1909) und Schürhoff (1916) unter den Tapetenzellen rings um den Griffelkanal eine Gruppe von meistens zweikernigen Zellen. Die Zweikernigkeit dieser Zellen entsteht durch Mitose; häufig treten in diesen zweikernigen Zellen Kernverschmelzungen auf. Die Bedeutung dieser Zellen dürfte analog der der vielkernigen Tapetenzellen im Griffelkanal von *Lilium Martagon* sein.

Der Fruchtknoten wird aus dem unteren Teile des oder der verwachsenen Fruchtblätter gebildet. Die Ränder des Fruchtblattes bilden an ihrer Verwachsungsstelle die Bauchnaht. Nach innen sind die Ränder des Fruchtknotens angeschwollen und geben dort die Ansatzstelle für die Samenanlagen ab. Diese Stellen heißen Plazenten. Häufig sind mehrere Fruchtblätter zu einem gemeinsamen Fruchtknoten verwachsen, z. B. bei *Lilium*. Querschnitte zeigen uns den dreifächerigen Fruchtknoten aus drei geschlossenen und miteinander verwachsenen Fruchtblättern gebildet. Hier ist weder seitlich noch in der Mitte eine Grenze zwischen den Geweben der einzelnen Fruchtblätter zu erkennen, und eine einzige fortlaufende Epidermis deckt den Fruchtknoten von außen. Jedes der drei zu diesem dreifächerigen Fruchtknoten vereinigten Fruchtbätter trägt zwei Reihen von Samenanlagen.

Die Samenanlage besteht aus dem Nuzellus und ein oder zwei von seinem Grunde, der Chalaza, rings emporgewachsenen Hüllen, den Integumenten; diese lassen an der Spitze des Nuzellus nur eine kleine Öffnung frei, die Mikropyle, durch die in den meisten Fällen der Pollenschlauch eintritt. Der Nuzellus ist mit einem sehr kurzen Stielchen, dem Funikulus, angewachsen. Man unterscheidet, je nach der Lage des Funikulus zur Mikropyle, atrope (= orthotrope), anatrope und kampylotrope Samenanlagen.

Die Zahl der Integumente kann selbst bei nahe verwandten Familien schwanken; meistens ist sie aber sehr konstant innerhalb einer Familie und bei verwandten Gruppen. Ausnahmen kommen z. B. bei *Ranunculaceen* vor; hier zeigt *Aquilegia* zwei Integumente, *Ranunculus* nur eins; *Delphinium Ajacis* und *D. consolida* besitzen zwei Integumente, *D. tricorne* und *D. chilense* nur eins, während *D. elatum* bald mit einem, bald mit zwei Integumenten auftritt. Auch bei *Thalictrum* finden wir zwei Integumente und eins. Trotz dieser Mannigfaltigkeit und scheinbaren Regellosigkeit können wir aber bei dieser Familie nicht einmal von eigentlichen Ausnahmen reden; denn es treten noch Übergänge auf, welche deutlich erweisen, daß das eine Integument nur durch Verschmelzung aus zweien hervorgegangen ist, indem diese Vertreter zwei zum Teil verwachsene Integumente zeigen und sich dabei zudem als jüngere Formen zu erkennen geben. Solche Formen sind, wie Kratzer (1918) angibt, gefunden bei *Eranthis hiemalis*, *Helleborus foetidus* und auch wieder bei *Delphinium elatum*, das also allein alle Formen aufweist, zwei Integumente, ein Integument und zwei teilweise verwachsene. Dieselben Verhältnisse finden sich bei den *Rosaceae*.

In anderen Fällen läßt sich die Verschiedenheit der Integumentzahl innerhalb einer verwandten Gruppe durch Abortus erklären. Einen solchen

nimmt man z. B. an bei den *Piperaceen*, da der zweifellos ältere Typus von *Piper* zwei Integumente besitzt, während *Peperomia* nur eins hat, sowie bei den *Salicaceen*, von denen *Populus* zum Teil zwei Integumente aufweist und *Salix* nur eines. Nach dieser Annahme ist in der ersten Familie das äußere, in der zweiten das innere Integument durch Rückbildung verschwunden. Hervorzuheben ist, daß bei den *Piperaceen* und *Salicaceen* eine Deckzelle abgegeben wird. Einen Anhaltspunkt für eine solche Rückbildung bieten die *Rafflesiaceen*, bei welchen das äußere Integument mehr oder weniger verschwindet. Nach den Untersuchungen von Kratzer, dem wir hier folgen, dürften auch die *Cucurbitaceen*, besonders die Gattung *Sicyos*, dafür sprechen, daß eine verschiedene Integumentzahl bei verwandten Gattungen oder Familien auch durch Reduktion eines Integumentes entstanden sein kann, wie sich auch die völlige Integumentlosigkeit der *Santalaceen* durch Rückbildung erklärt, was durch noch vorhandene Integumentspuren erwiesen wird.

Bei den Monokotyledonen haben wir z. B. bei den *Amaryllidaceen* teils zweiintegumentige, teils einintegumentige und teils integumentlose Samenanlagen. Während die zweiintegumentigen Samenanlagen sich hier nach dem Normaltypus entwickeln (4 Makrosporen) zeigen die einintegumentigen und integumentlosen den *Lilium*-Typus.

Diese Verhältnisse lehren uns einerseits, daß die Verschiedenheit in der Integumentzahl eine Verwandtschaft nicht ausschließt, so daß auch der Ableitung sympetaler Familien mit einem Integument von dialypetalen mit zwei Integumenten hieraus kein absolutes Hindernis erwächst, wenn andere Gründe dafür sprechen; anderseits lassen sie aber auch erkennen, daß die Konstanz in der Integumentzahl bei verwandten Gruppen doch sehr groß ist, da auch bei den abweichenden Formen gewöhnlich noch Spuren früherer Übereinstimmung nachweisbar sind. Darum ist die Integumentzahl von großer systematischer Bedeutung.

Bei den Sympetalen unterscheidet sich in der Regel die innerste Zellschicht des inneren Integumentes, die nach der Degeneration der Nuzellusepidermis an den Embryosack grenzt, durch seine Struktur wesentlich von den benachbarten Geweben. Hegelmaier (1889) nennt diese Zellschicht Endodermis. Den von Goebel vorgeschlagenen Namen Tapetum oder Tapetenschicht haben u. a. Balicka-Iwanowska (1899), Coulter und Chamberlain (1903) adoptiert. Goldflus (1898) schlägt „assise épithéliale“ vor und Magnus (1913) nennt sie Embryodermis.

Hegelmaier hält das Tapetum für ein Schutzorgan für das junge Endosperm, während die Mehrzahl der Forscher die Aufgabe des Tapetums vor allem darin sieht, das gewissermaßen zur Ernährung der wachsenden Makrospore dienende Gewebe einzuschmelzen und in den Embryosack überzuleiten. Hierauf deutet vor allem auch die Tatsache, daß dort, wo der Embryosack Haustorien bildet, an den haustorienbildenden Teilen das Tapetum fehlt.

Gegen diese Auffassung spricht nach Schmid (1906) und Magnus (1913) der Umstand, daß der an den Embryosack grenzende Teil des Tapetums oft stark kutikularisiert ist. Nach Schmid (1906) und Palm (1915) dient das Tapetum wahrscheinlich als embryonales Gewebe, durch dessen Tätigkeit u. a. der ungestörte Zuwachs des Embryosackes sichergestellt ist. Aus den zytologischen Befunden (ausgepräpte Chromatophilie

des dichten Plasmas, sowie großer Chromatinreichtum der Kerne) geht jedoch hervor, daß das Tapetum auch ernährungsphysiologisch, sei es als Leitungsbahn nach dem Embryo und Endosperm, sei es zur Auflösung und Einschmelzung der umgebenden Gewebe tätig ist.

Innerhalb der Samenanlage entwickelt sich der Embryosack mit dem befruchtungsfähigen Ei.

Diese Entwicklung geht in der Weise vor sich, daß sich eine oder mehrere subepidermale Zellen im Scheitel des Nuzellarhöckers periklin teilen. Die aus dieser Teilung hervorgehenden Zellen sind die primären Schichtzellen, auch Deckzellen genannt, die nach außen liegen und die Embryosackmutterzellen, die nach dem Innern des Nuzellus zu liegen.

Von dieser ursprünglichen Bildungsweise gibt es viele Ausnahmen, indem nämlich die unter der Epidermis liegende Archesporzelle sich ohne Teilung in die Embryosackmutterzelle umwandelt. Dies finden wir bei vielen Monokotyledonen und vor allem auch bei den tenuinuzellaten Samen-

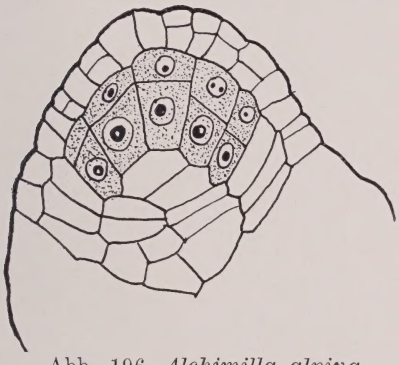


Abb. 196. *Alchimilla alpina.* Fünf sporogene Zellreihen in einem Nuzellus; jede dieser Zellreihen besteht aus je einer Embryosackmutterzelle und einer Deckzelle. Vergr. 480. (Nach Murbeck 1901.)

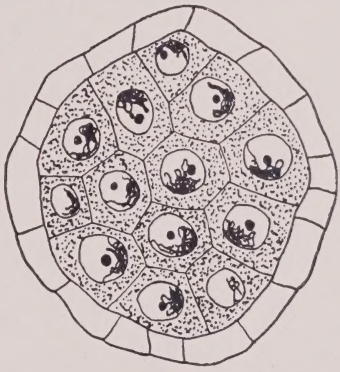


Abb. 197. *Chrysanthemum corymbosum.* Querschnitt durch einen Nuzellus mit zahlreichen Embryosackmutterzellen in Synapsis. (Nach Palm 1915.)

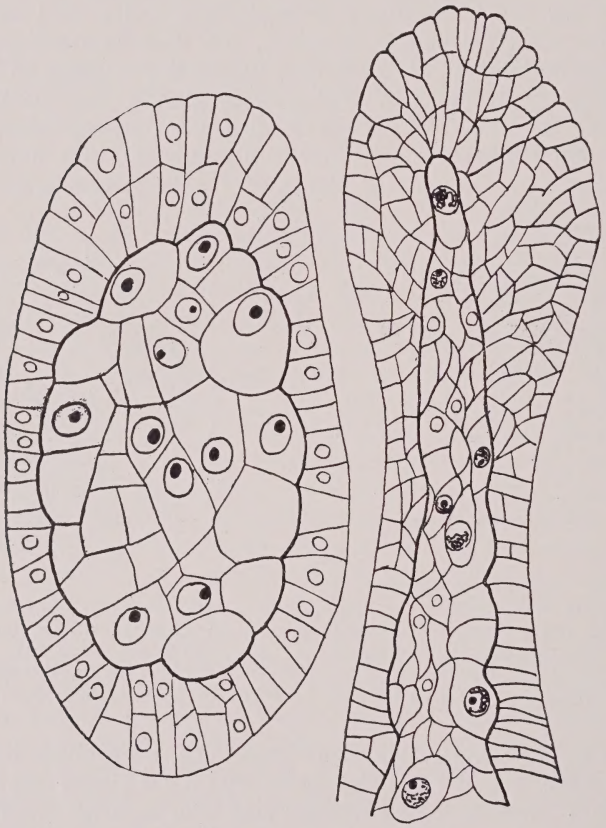
anlagen der Dikotyledonen, also den Sympetalen, doch bilden hier die *Convolvulaceen* nach Peters (1908) und Asplund (1920) eine Ausnahme.

In jedem Nuzellus wird entweder eine oder mehrere Archesporzellen angelegt. Am häufigsten finden wir eine Reduktion des sporogenen Gewebes auf eine einzige Archesporzelle.

In manchen Familien kommt es jedoch zur Bildung eines mehrzelligen Archespors, so daß häufig eine verhältnismäßig große Zahl von Embryosackmutterzellen ausgebildet werden. Dies ist z. B. der Fall bei *Rosa*, *Geum*, *Rubus*, *Sanguisorba*, *Alchimilla*, *Agrimonia*, *Waldheimia*, *Eriobotrya* usw., dann bei anderen Dikotylen wie *Benthamia*, *Betulaceen*, *Fagaceen*, *Juglandaceen*, *Nymphaeaceen*, *Cistaceen*, *Saxifragaceen*, *Elaeagnaceen*, *Oleaceen*, *Quercus*, ferner bei *Casuarina* und *Loranthus*, dann bei verschiedenen *Ranunculaceen*, *Rubiaceen* und besonders auch bei den *Compositen*.

Schnitte durch derartige Samenanlagen weisen oft frappante Ähnlichkeit mit solchen aus einem jungen Antherenfach auf. Von den vielen Embryosackmutterzellen ist es in der Regel nur eine, welche einem normal ausgebildeten Embryosack den Ursprung gibt, die anderen entwickeln sich

dann bloß bis zu einem bestimmten Stadium weiter, um bald von dem sich ausdehnenden Embryosack verdrängt und aufgezehrt zu werden. Nur selten liegen die Raumverhältnisse so günstig, daß mehrere Embryosäcke sich ausbilden können, und dann ist es gewöhnlich wieder nur einer, welcher normal erscheint, die anderen sind an Größe und Inhalt sehr stark zurückgeblieben. Diese Verhältnisse erinnern sehr stark an die Makrosporangien der heterosporen Farne und der *Selaginellen*.



a b

Abb. 198. *Godetia gloriosa* var. Der ganze Nuzellus besteht hier nur aus Archespor und Epidermis. a jüngeres Stadium. b älteres Stadium mit zahlreichen Embryosackmutterzellen in Synapsis. a Vergr. 320, b Vergr. 180. (Nach Täckholm.)

Die Zahl der Fälle, wo sich eine größere Anzahl von Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage vorfindet, ist verhältnismäßig klein denen gegenüber, wo nur eine Embryosackmutterzelle ausgebildet wird. Es ist augenscheinlich, daß das mehrzellige Archespor in einer Samenanlage als ein früheres Stadium im Verlaufe der Entwicklung angesehen werden muß. Darauf weist auch die Tatsache hin, daß bei fast allen Pflanzenfamilien gelegentlich mehrere Embryosackmutterzellen in einem Ovulum ausgebildet werden.

Die Tetradenteilung.

Die Embryosackmutterzelle entspricht der Makrosporenmutterzelle der heterosporen Farne; sie ist dasselbe Stadium, das wir bei der Entwicklung des Pollens als Pollenmutterzelle bezeichnen. Es ist daher klar, daß wir die gleichen Eigenheiten in ihrer Kernteilung antreffen, wie bei den Pollenmutterzellen. In der Tat ist das typische Stadium der Synapsis vorhanden mit allen seinen Phasen; in der Diakinese sehen wir die Paarung je zweier Chromosomen und die beiden allotypischen Teilungen verlaufen in der gleichen Weise, und wir erhalten eine Vierergruppe von Zellen, die jedoch meist in einer Reihe liegen, was ohne Zweifel durch die infolge des vielzelligen Archespors begrenzten Raumverhältnisse im Nuzellus, die nur ein Längenwachstum gestatten, bedingt wird. Während aber alle vier Mikrosporen der Tetrade sich zu reifen Pollenkörnern entwickeln, gelangt von der Tetrade der Makrosporen fast stets nur eine Zelle, meist die innerste, zur Weiterentwicklung. Die übrigen drei Zellen der Tetrade verkümmern.

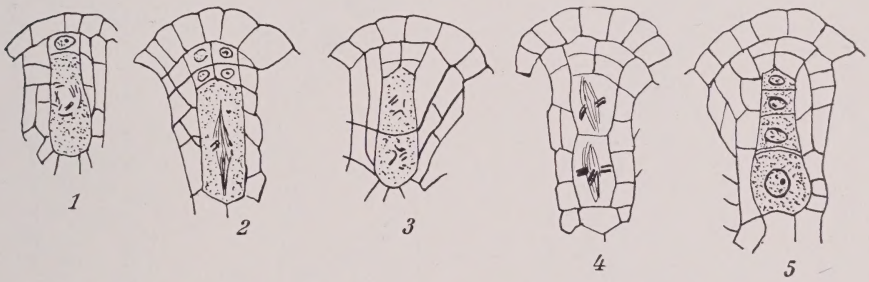


Abb. 199. *Galtonia candicans*. 1 die subepidermale Zelle hat sich in eine obere Schichtzelle und in eine untere Embryosackmutterzelle geteilt. 2 die obere Schichtzelle hat sich in 4 Zellen geteilt. Embryosackmutterzelle mit der Spindel der heterotypischen (Reduktions-)Teilung. 3 die beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle. 4 homöotypische Teilung in den Tochterzellen. 5 die Tetraden. Nur die untere Zelle entwickelt sich zum Embryosack, die drei oberen verkümmern. (Nach J. Schniewind-Thies.)

Diejenige Zelle, die zur Reifung bestimmt ist, vergrößert sich und verdrängt die Zellen ihrer Umgebung.

Wenn sich die chalazale Makrospore weiter entwickelt, wird häufig bereits die Reduktionsspindel so angelegt, daß die untere der beiden Tochterzellen von Anfang an größer ist (z. B. bei *Dahlia* nach Palm 1915), durch die homöotypische Teilung wird dann ebenfalls die innerste Zelle gleich größer abgeteilt.

Die Degeneration der drei anderen Makrosporen beginnt dann meistens — *Antennaria* (Juel 1900), *Dahlia* (Palm 1915) — in der mikropylaren Makrospore und breitet sich nach innen aus.

Zu den Pflanzen, bei denen sich mehrere der vier Makrosporen der Tetrade entwickeln, gehört z. B. *Casuarina* (Treub 1891, Frye 1903), *Corylus* (Nawaschin 1899), *Carpinus* (Benson 1906, Sanday und Berridge 1908, Nawaschin und Finn 1913).

Ferner sei hier genannt *Eriocaulon septangulare* (Smith 1910).

Endlich kommt es häufig bei *Compositen* zu einer mehr oder minder starken Entwicklung sämtlicher vier Makrosporen.

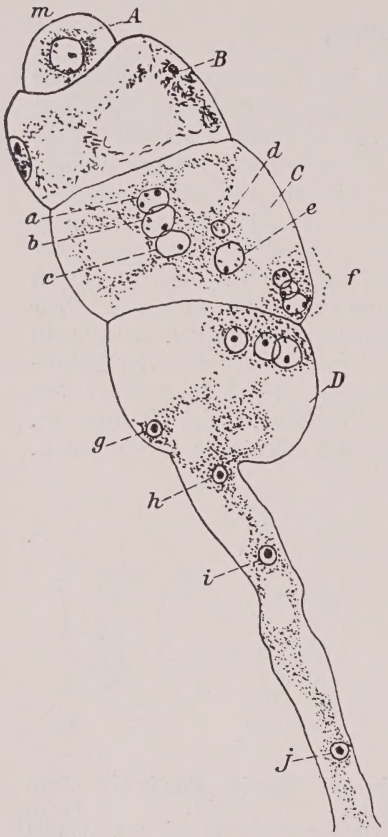


Abb. 200. *Casuarina stricta.* Reihe von vier Makrosporen, aus einer Sporenmutterzelle entstanden. m der Mikropyle zugewandtes Ende. A nicht weiter entwickelte Makrospore. B Makrospore nach der ersten Kernteilung, bereits im Zustande der Desorganisation. C achtkerniger Embryosack, aus a, b, c bildet sich anscheinend der Eiapparat, aus d und e die Polkerne und aus f die Antipoden. D sieben- bzw. achtkerniger Embryosack mit dem Antipodenschlauch, in den die drei Antipodenkerne bereits hinabwandern. Vergr. 1950. (Nach Frye 1903.)

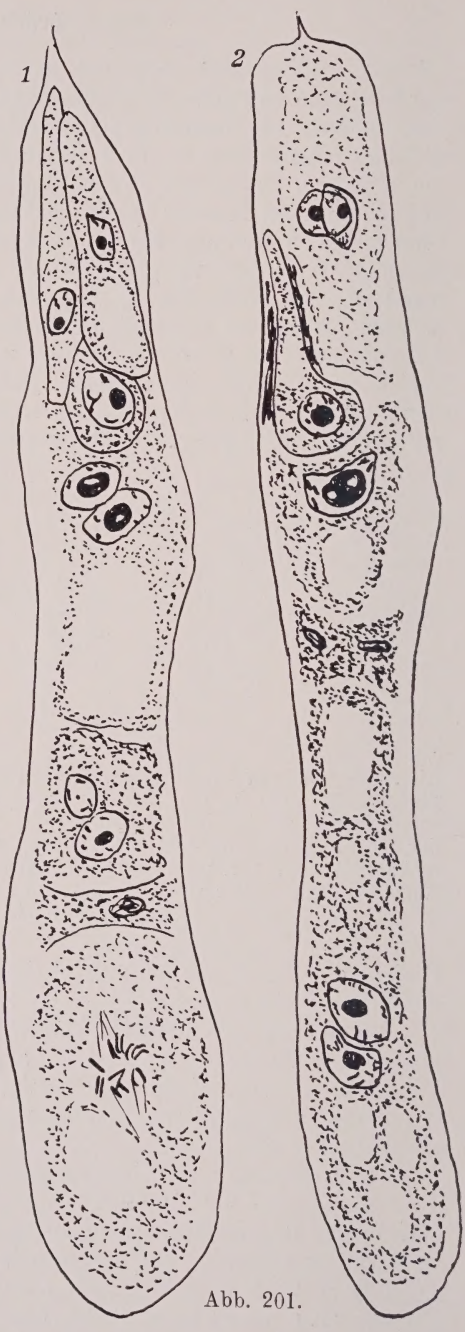


Abb. 201. *Emilia sagittata.* 1 fertiger Embryosack, einen akzessorischen aus einer andern Makrospore stammenden, sich teilenden Embryosack überlagernd. 2 drei Embryosäcke, aus drei Makrosporen stammend, übereinandergelagert. Der obere und untere zweikernig, der mittlere fertig, aber in Degeneration. (Nach Palm 1915.)

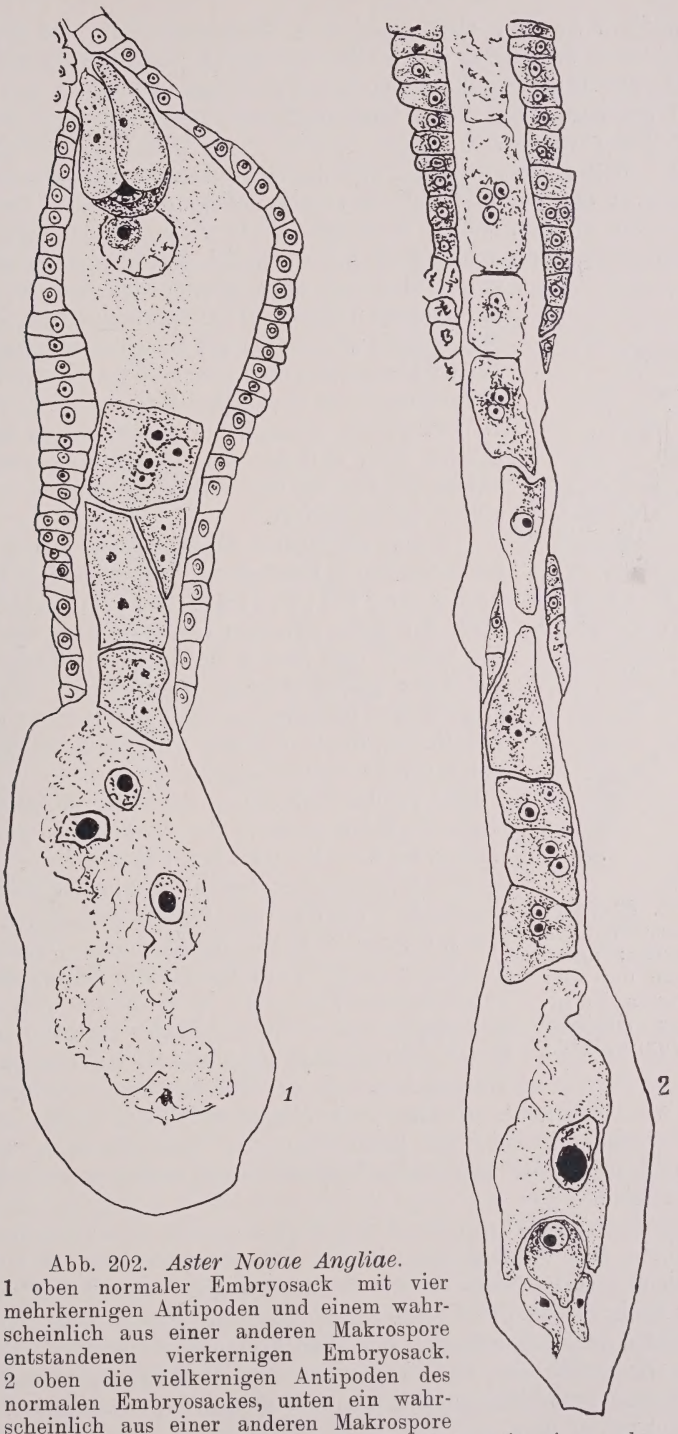


Abb. 202. *Aster Novae Angliae.*
1 oben normaler Embryosack mit vier mehrkernigen Antipoden und einem wahrscheinlich aus einer anderen Makrospore entstandenen vierkernigen Embryosack. 2 oben die vielkernigen Antipoden des normalen Embryosackes, unten ein wahrscheinlich aus einer anderen Makrospore entstandener reifer Embryosack, ebenfalls mit vier mehrkernigen Antipoden. Vergr. 407. (Nach Chamberlain 1895.)

Nach Vesque (1879) soll sich die oberste der vier Makrosporen von *Butomus umbellatus* durch eine senkrechte Wand in zwei Zellen teilen, das gleiche wurde manchmal bei *Aconitum Napellus* von Osterwalder (1898) gesehen, doch kann hier möglicherweise eine Verwechslung mit Deckzellen vorliegen.

Bei den *Compositen* entwickelt sich dann, wenn die mikropylare Makrospore den definitiven Embryosack liefert, gelegentlich die chalazale Makrospore bis zum reifen Embryosack; in vielen Fällen wird dies vorgeschrittenste Stadium allerdings nicht erreicht. Möglicherweise entwickelte sich früher bei allen *Compositen* nur die chalazale Makrospore und die Weiterentwicklung der chalazalen Makrospore wäre daher als Überbleibsel einer früheren Entwicklungsstufe anzusehen. Jedenfalls ist die Weiterentwicklung der chalazalen Makrospore nicht als eine Neuerwerbung anzusehen, was sich schon dadurch erkennen läßt, daß der chalazale Embryosack bei derselben Pflanze auf den verschiedensten Entwicklungsstufen desorganisiert.

Abb. 203. *Fuchsia.* Embryosack mit den vier Kernen; unten die Reste der drei obliterierten Tetradenzellen sichtbar. (Nach Werner 1914.)

Solche chalazalen Embryosäcke zeigen eine sehr beachtenswerte Erscheinung, nämlich eine Umkehrung der Polarität. Der Eiapparat liegt nicht nach der Mikropyle hin, sondern nach der Chalaza. Ein solcher Fall wird z. B. von Chamberlain (1895) bei *Aster Novae Angliae* beschrieben. Es ist allerdings darauf hinzuweisen, daß Afzelius (1924) der Ansicht ist, die betreffende Zelle sei keine Makrospore, sondern eine Antipodenzelle.

Eine solche Umkehrung der Polarität wird auch für chalazale Embryosäcke von *Cardamine bulbifera* von Schwarzenbach (1922) beschrieben. Von höchstem Interesse sind solche Embryosäcke mit umgekehrter Polarität bei *Ulmus americana*, die von Shattuck (1905) beschrieben wurden. Hier kommt es nämlich zur Fusion von Embryosäcken mit verschiedener Polarität, ja es bildet sich sogar ein mikropylarer und ein chalazaler Embryo in solchen fusionierten Embryosäcken aus. Es wäre wichtig zu untersuchen, wie der Befruchtungsvorgang in diesen Fällen vor sich geht. Da bei den *Ulmaceen* Chalazogamie und Porogamie vorhanden ist, so kann man als wahrscheinlich annehmen, daß wenigstens der chalazale Eiapparat auf chalazogamem Wege befruchtet wird.

Von den vier Makrosporen entwickelt sich meist die untere, der Chalaza zugekehrte, zum Embryosack; es läßt sich annehmen, daß in erster Linie die Nahrungsverhältnisse für die Bevorzugung der chalazalen Makrospore bei der Embryosackentwicklung ausschlaggebend sind. Da die Entwicklung der basalen Makrospore auch bei allen Gymnospermen durchgeführt ist, dürfen wir annehmen, daß, abgesehen von den Fällen, in welchen alle Makrosporen entwicklungsfähig bleiben, dieser Typus als der älteste angesehen werden muß.

Es sind jedoch manche Fälle bekannt, in denen konstant eine andere

Makrospore und zwar entweder die nächstunterste, oder die mikropylare den definitiven Embryosack hervorbringt.

Am gewöhnlichsten kommt es unter diesen Ausnahmen vor, daß die mikropylare Makrospore sich entwickelt, z. B. bei *Anthurium cristallinum* (Gow 1903), *Byblis* (Lang 1903), *Carica* (Usteri 1898), *Coffea* (v. Faber 1912), *Cytinus* (Bernard 1903), *Dieffenbachia Gravenreuthii* (Gow 1908), *Trapella* (Oliver 1888). Vielleicht gehört auch *Thea chinensis* hierher (Cavara 1899).

Dasselbe ist für die meisten bisher untersuchten Gattungen der *Oenotheraceen*-Familie charakteristisch, z. B. für *Oenothera Lamarckiana* (Geerts 1908 und 1909), *Circaea*, *Epilobium* und *Oenothera* (Modilewski 1909), *Lopezia* (Täckholm 1914) und *Circaea*, *Clarkia*, *Epilo-*

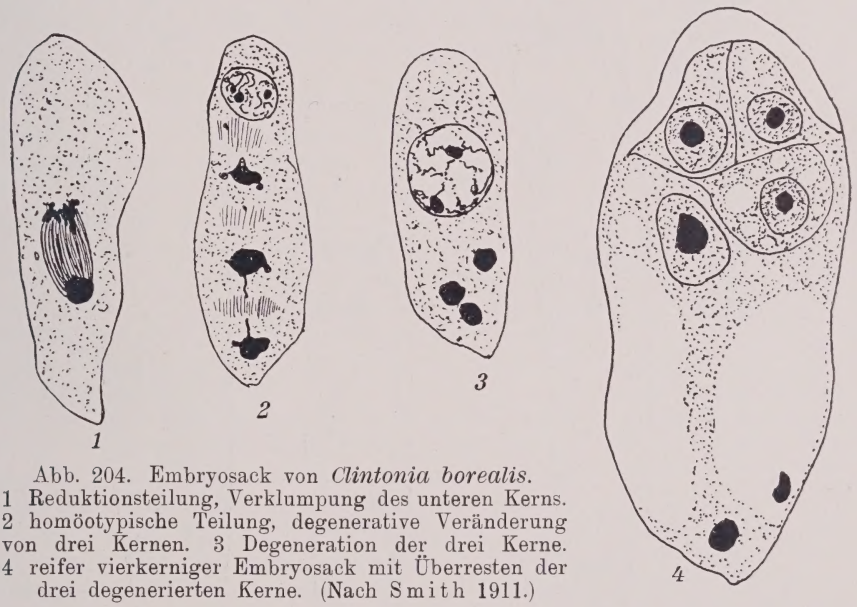


Abb. 204. Embryosack von *Clintonia borealis*. 1 Reduktionsteilung, Verklumpung des unteren Kerns. 2 homöotypische Teilung, degenerative Veränderung von drei Kernen. 3 Degeneration der drei Kerne. 4 reifer vierkerniger Embryosack mit Überresten der drei degenerierten Kerne. (Nach Smith 1911.)

bium, *Fuchsia* und *Oenothera* (Werner 1914). Auch *Clintonia* (Smith 1911) kann zu den Formen gerechnet werden, wo die mikropylare Makrospore den Embryosack erzeugt, obgleich sich niemals freie Zellen ausbilden; dasselbe ist der Fall bei *Crucianella* und *Pyrethrum corymbosum*. Hier kann auch *Tanacetum vulgare* (Palm 1914) angereiht werden; es sind hier zwar die beiden oberen Makrosporen, die den Embryosack bilden. Wie *Tanacetum* verhält sich ebenfalls u. a. *Helosis* (Chodat und Bernard 1900), *Homalonema argentea* (Gow 1900), sowie *Smilacina*-Arten (Mac Allister 1913).

Sehr selten tritt der Fall ein, daß die zweitunterste Makrospore konstant sich zum Embryosack entwickelt. Ganz sicher liegen die Verhältnisse so bei *Limnocharis emarginata* nach den Untersuchungen von Nitschke (1914), die anderslautenden Angaben Halls (1902) sind sicher fehlerhaft. Ferner dürfte dasselbe bei *Cassia tomentosa* (Saxton 1907) und auch bei *Aralia racemosa* (Ducamp 1902) der Fall sein. Dagegen erscheinen die Angaben von Chodat (1913) über *Ophrys apifera* und *O. Botteroni* sehr zweifelhaft.

Abb. 205. *Pyrethrum parthenifolium* v. *aureum*.

1 die vier Makrosporenkerne im Embryosack. Keine Wandbildung zwischen den Makrosporen. Alle vier Makrosporen beteiligen sich am Aufbau des Embryosackes. 2 Teilung der vier Makrosporen. 3 Teilung der Kerne im achtkernigen Embryosack. 4 fertiger sechzehnkerniger Embryosack.
(Nach Palm 1915.)

Verhältnismäßig häufig sind die Fälle, in denen zwar gewöhnlich die chalazale Makrospore sich weiter entwickelt, aber gelegentlich auch eine andere Makrospore unter Verdrängung der übrigen zum Embryosack wird.

Derartige abweichende Keimungsverhältnisse der Makrosporen sind zu einem sehr großen Teil mit dem Auftreten eines mehrzelligen Archesporgewebes verbunden.

In der Tatsache, daß sich statt der chalazalen Makrospore die mikropylare entwickelt, haben wir eine wesentliche Progression zu sehen. Besonders deutlich ist dies an dem Verhalten der *Compositen* zu erkennen. Teils entwickelt sich hier die basale, bei anderen Gruppen die mikropylare Makrospore. Dazwischen sind sehr viele Übergänge zu finden, wo bereits die mikropylare Makrospore den definitiven Embryosack bildet, aber die chalazale Makrospore gegenüber den beiden mittleren wesentlich gefördert ist.

Vielleicht hängt die Chalazogamie mit der Ausbildung der basalen Makrospore zusammen, die Porogamie hat möglicherweise einen anregenden Einfluß auf die Entwicklung der mikropylaren Makrospore ausgeübt.

Die Entwicklung der vier Makrosporen aus der Embryosackmutterzelle wird nicht immer mehr durchgeführt. In vielen Fällen geht die eine der beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle keine Teilung mehr ein, so daß sich nur drei Makrosporen entwickeln.

Die Makrosporenentwicklung ist häufig auch in der Weise reduziert, daß nur zwei Tochterzellen aus der Makrosporenmutterzelle gebildet werden. Entweder bleibt dann die nicht zur Embryosackentwicklung gelangende Zelle einkernig oder aber sie macht noch die homöotypische Teilung durch, ohne jedoch eine Zellwand auszubilden, so daß diese Zelle zweikernig wird.

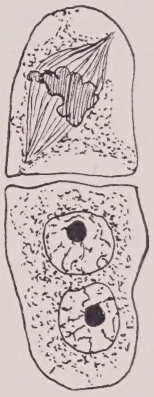


Abb. 206. *Paris quadrifolia.* Tetradenbildung aus der Embryosackmutterzelle. In der oberen der beiden Tochterzellen ist der Kern noch im Spindelstadium. In der unteren Zelle ist die Teilung schon vollendet, doch ist keine Zellwand gebildet, so daß hier bereits ein zweikerniger Embryosack vorliegt. Vergr. 750. (Nach Ernst.)

Da die Teilungen im Embryosack, wie wir noch sehen werden, auch ohne Bildung einer Zellplatte erfolgen, erhebt sich in dem vorliegenden Falle ein Streit um die Deutung der ersten Kernteilung in solchen Embryosäcken, wo die homöotypische Teilung in den Embryosack verlegt ist.

Einesteils kann man sagen, die Makrosporenentwicklung ist durch die allotypischen Teilungen charakterisiert, also sind in unserem Falle die beiden Kerne der ersten Teilung im Embryosack als Makrosporenkerne aufzufassen, anderenteils wird man auch Makrosporen, in denen die Reduktionsteilung unterblieben ist, als Makrosporen bezeichnen, da der Begriff Makrospore älter ist als die Kenntnis der Reduktionsteilung, und endlich ist der morphologische Begriff des Embryosackes nicht an den Modus der Kernteilung gebunden.

In der beschriebenen Weise entwickeln sich z. B. die Makrosporen von *Paris quadrifolia* (Ernst 1902).

In einigen wenigen Fällen ist die Makrosporenentwicklung noch weiter

reduziert, indem es nämlich überhaupt nicht mehr zur Ausbildung von mehreren Makrosporen kommt. Die allotypischen Teilungen finden dann im Embryosack selbst statt. Man kann in diesen Fällen entweder auf dem Standpunkte stehen, daß die Makrosporen zum Aufbau des Embryosackes Verwendung finden, oder man spricht davon, daß die Embryosackmutterzelle sich direkt zur Embryosackzelle umwandelt.

Dieser Fall ist zuerst bei *Lilium* und *Tulipa* (Ernst 1901) bekannt geworden, ferner auch bei *Clintonia* (Smith 1911). Besonders interessant

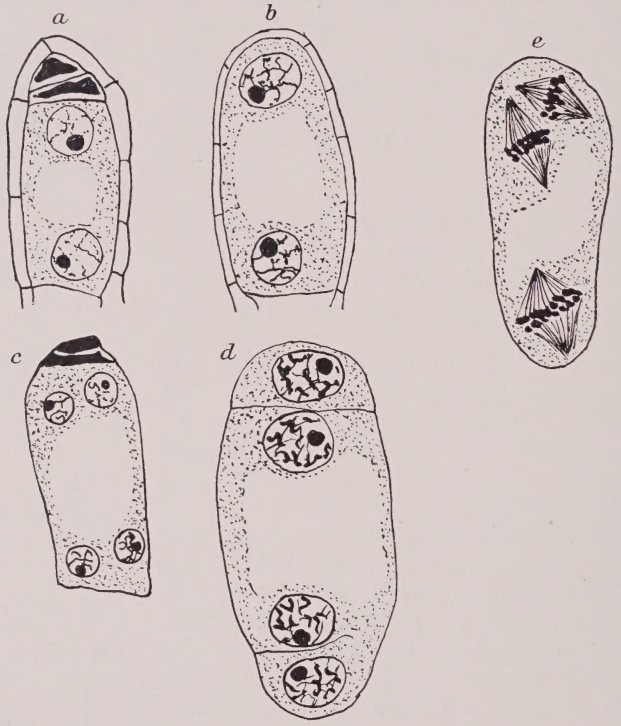


Abb. 207. *Epipactis pubescens.* a zweikerniger Embryosack aus einer Makrospore entstanden. Oben zwei andere Makrosporen in Degeneration. b zweikerniger Embryosack, direkt aus der Embryosackmutterzelle entstanden; keine degenerierenden Zellen zu sehen. c vierkerniger Embryosack, aus einer Makrospore entstanden. Oben zwei andere Makrosporen in Degeneration. d vierkerniger Embryosack, direkt aus der Embryosackmutterzelle entstanden. Zwischen den Kernen Scheidewände, die sich später wieder auflösen. e Teilungen im Embryosack; die untere Spindel ist aus der Vereinigung zweier Kerne entstanden. Vergr. 900. (Nach Brown und Sharp.)

liegen die Verhältnisse nach Brown und Sharp (1911) bei *Epipactis pubescens*, wo einesteils mehrere Makrosporen ausgebildet werden können, von denen die innerste sich zum Embryosack entwickelt, andernteils aber auch die Teilungsprodukte der Embryosackmutterzelle sofort zum Aufbau des Embryosackes Verwendung finden können.

Auch bei anderen *Orchidaceen* kommen gelegentlich beide Typen vor, z. B. nach Afzelius (1916) bei *Orchis sambucina* (Abb. 208). Bemerkenswert sind, wenn keine vier Makrosporen mehr ausgebildet

werden, die kinoplasmatischen Verbindungsfäden, die sich zwischen allen vier Makrosporenkernen ausbilden und nie in den vierkernigen Embryosäcken, die aus einer Makrospore sich entwickelt haben, vorkommen. Solche Spindelfasern sind von Mottier (1898) für das Vierkernstadium des Embryosackes von *Lilium* und von Lagerberg (1909) für dasselbe Stadium bei *Adoxa* beschrieben. Samuels (1912) hat dasselbe Verhalten bei *Gunnera* und Palm (1915) bei *Pyrethrum*, beides Formen mit 16kernigen Embryosäcken, nachgewiesen. In allen diesen Formen handelt es sich um Makrosporenkerne. Schürhoff (1925) beschreibt einen gleichen Fall bei *Saxifraga decipiens* × *granulata* (Abb. 209). Auch Sigrianski (1913) bildet dies Verhalten ab und zwar bei *Ephedra helvetica* Mey, bei welcher alle vier Makrosporenkerne an der Bildung des Prothalliums teilnehmen. Wir haben hier ohne Zweifel einen Zwischentypus zwischen simultaner Wandbildung und fehlender Wandbildung vor uns und sehen wiederum bestätigt, daß der simultane Teilungstypus aus dem sukzedanen als Progression entstanden ist. Weiterhin sehen wir aus diesen Fällen, daß die bedeutendere Größe der Embryosackzelle die Entstehung der simultanen Teilung fördert und daß dann nicht mehr Tetraden reihen, sondern Tetraeder entstehen.

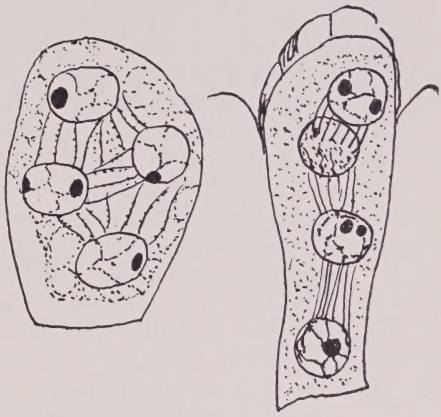


Abb. 208. *Orchis sambucina.* Tetradenteilung ohne Wandbildung. Die Spindelfasern sind wie bei der simultanen Tetradenteilung von Pollenmutterzellen ausgebildet. Vergr. 855. (Nach Afzelius 1916.)

Abb. 209. *Saxifraga decipiens* × *granulata.* Unregelmäßige Bildung der Makrosporentetraden. Die Spindelfasern wie bei simultaner Teilung von Pollenmutterzellen ausgebildet. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff 1925.)

Weitere Fälle, in denen die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack wird, geben die Arten, die einen 16kernigen Embryosack bilden, z. B. *Peperomia*-Arten, *Euphorbia*-Arten, die *Malpighiaceae* (Schürhoff 1924), sowie endlich *Sambucus* und *Adoxa*, *Balanophora*, *Antennaria alpina* und andere Arten ab.

Rutgers (1923) gibt als Unterscheidungsmerkmal, ob die ersten Kerne Makrosporenkerne oder Embryosackkerne seien, vor allem die Vakuolenbildung (= Polarität) an, die zwischen Makrosporenkernen nicht auftreten soll, sondern nur in „Embryosack"-Kernen. Diese Angabe beruht jedoch auf mangelhafter Kenntnis der Literatur. So sehen wir z. B. zwischen den sich teilenden vier Makrosporenkernen von *Pyrethrum parthenifolium* v. *aureum* sehr große Vakuolen (vgl. Abb. 205). Besonders zu vergleichen ist auch *Epipactis pubescens*, wo im Stadium des zweikernigen Embryosackes, ganz gleich, ob alle Makrosporenkerne zum Aufbau des Embryosackes verwandt werden oder nur einer, in der Mitte eine große Vakuole auftritt.

Man hat auch den Nachweis, daß z. B. bei *Peperomia* vier Makrosporenkerne zum Aufbau des Embryosackes Verwendung finden, dadurch führen wollen, daß als Indizium hierfür die vorübergehende Anlage von Zellplatten bei den beiden ersten synchromen Teilungen im Embryosack herangezogen wurde. Auch da zeigt uns wieder *Epipactis*, bei dem doch beide Typen der Embryosackentwicklung nebeneinander vorkommen, daß dies kein ausschlaggebendes Kennzeichen ist, denn in jedem Falle werden bei allen Teilungen im Embryosack von *Epipactis* Zellplatten angelegt, ob der Embryosack vier oder einen Makrosporenkern enthält. Ja sogar bei der dritten simultanen Teilung, die sicher nichts mit der Bildung von acht (!) Makrosporenkernen zu tun hat, werden in gleicher Weise Zellplatten vorübergehend angelegt.

Ferner kann man doch sicherlich den 16kernigen Embryosack einiger *Euphorbiaceen* als aus allen vier Makrosporen gebildet betrachten, besonders auch deshalb, weil die anderen *Euphorbiaceen* mit achtkernigen Embryosäcken nur eine entwicklungsfähige Makrospore haben, während die drei anderen degenerieren.

Die vier Makrosporenkerne nehmen nun nach Modilewski (1910) im Embryosack bipolare Lagerung ein und zwischen ihnen bildet sich eine große Vakuole. Eigentlich dürfte die Polarität und die Vakuole nach Rutgers Theorie erst im achtkernigen Stadium auftreten, denn dieser vierkernige Embryosack ist nach seiner Auffassung kein Embryosack, sondern die vierkernige Makrosporenmutterzelle.

Wir wissen, daß das Auftreten von Vakuolen in embryonalen Zellen stets mit dem Wachstum der Zelle zusammenhängt, daß es rein physiologisch bedingt ist. Wir können also nicht sagen, eine zentrale Vakuole ist das Kennzeichen eines Embryosackes, daher erkennen wir aus der Vakuole den Embryosack, sondern wir müssen die Vakuole und auch die Polarität als sekundäre Wachstumsfolge ansehen. Mit der willkürlichen Voraussetzung, daß die Vakuole ein Kennzeichen des Embryosackes sei, können wir also nichts beweisen. Es finden sich ferner in der Literatur eine Unmenge von Zeichnungen, in denen zwischen den beiden ersten Kernen des normalen Embryosackes keine Vakuole zu sehen ist.

Es besteht natürlich gar kein Zweifel, daß zuerst stets vier Makrosporen bei den Angiospermen angelegt wurden, und wir haben es bei diesen Reduktionen um sehr bemerkenswerte Progressionen zu tun. Tatsächlich stellt jedoch der Embryosack ein Prothallium dar und wir werden daher bei den einzelnen Pflanzen am besten angeben, ob ein, zwei, drei oder vier Makrosporen gebildet werden, wobei wir uns vorstellen müssen, daß bei den Fällen, wo nur zwei oder nur eine Makrospore gebildet wird, die beiden oder vier ersten Kerne im Embryosack den Makrosporenkernen homolog sind, aber zugleich echte Embryosackkerne also Prothalliumkerne geworden sind.

Die Entwicklung des Embryosackes.

Die Entwicklung der Makrospore geht im allgemeinen nach folgendem Schema vor sich.

Der Kern der Makrospore, der auch als primärer Embryosackkern bezeichnet wird, teilt sich und bildet fast stets ohne Anlage einer Zellplatte zwei Tochterkerne. Der Embryosack streckt sich jetzt bereits in die Länge und verdrängt die Zellen des Nuzellus. Gewöhnlich bildet sich zwischen

den Tochterkernen eine große Vakuole. Dann teilen sich beide Kerne nochmals gleichzeitig und zwar meistens so, daß die Teilungsspindeln senkrecht aufeinander stehen. Von den vier Tochterkernen liegen zwei im oberen Teil und zwei im unteren Teil des Embryosackes; sie sind durch die zentrale Vakuole getrennt. Jetzt erfolgt der dritte Kernteilungsschnitt, durch den acht Kerne gebildet werden. Drei verbleiben im oberen Teile des Embryosackes und drei im unteren, die beiden anderen, welche als Polkerne bezeichnet werden, nähern sich einander und verschmelzen meistens vor der Befruchtung oder unmittelbar bei der Befruchtung. Das Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne wird sekundärer Embryosackkern oder auch primärer Endospermkern genannt.

Sowohl die oberen drei Kerne als auch die unteren grenzen sich durch zytoplasmatische Zellwände voneinander ab. Die oberen bilden den aus einer Eizelle und zwei Gehilfinnen (= Synergiden) bestehenden Eiapparat, die unteren bilden die Gegenfüßlerinnen oder Antipoden.

Bei der zweiten Teilung im Embryosack von *Lilium*, sowie *Tulipa* und gelegentlich auch bei *Scilla* (Schniewind-Thies 1901) finden wir, wenn es sich nicht um die ersten Blüten eines Blütenstandes handelt, häufig in dem der Chalaza benachbarten Kern die doppelte Anzahl von Chromosomen. Diese Unregelmäßigkeit ist nach Strasburger (1908) darauf zurückzuführen, daß die V-förmigen Schleifen der Reduktionsteilung, die also bereits die für die folgende Teilung bestimmte Längsspaltung zeigen, sich zeitiger trennen und nun größtenteils eine nochmalige Längsspaltung wie bei einer normalen Mitose erfahren.

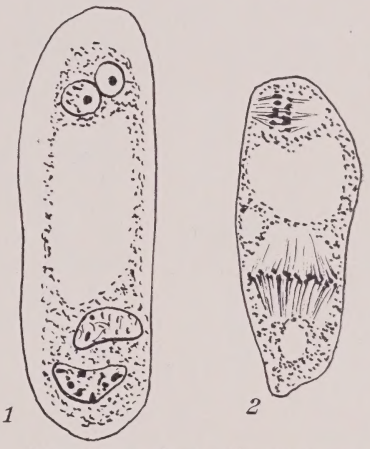


Abb. 210. *Piper subpeltatum.* 1 Vergrößerung der beiden chalazalen Kerne im vierkernigen Embryosack. 2 vierkerniger Embryosack in Teilung; nur die eine Embryosackhälfte mit zwei Kernen in Teilung ist zu sehen. Die chalazale Spindelfigur etwa doppelt so breit wie die mikropylare. (Nach Palm 1915.)

Im vierkernigen Stadium zeigt infolgedessen der Embryosack von *Lilium* sowie *Tulipa* häufig zwei größere Chalazalkerne mit reicherem Gerüstwerk und zahlreicheren Fadenwindungen als bei den beiden oberen Kernen.

Auf anderem Wege erfolgt die Vermehrung der Chromosomenzahl in den chalazalen Embryosackkernen von *Myricaria germanica* (Friesendahl 1912) und *Piper subpeltatum* (Palm 1915).

Hier treten die Chromatinkörnchen nicht zu der normalen Haploidzahl der Chromosomen zusammen, sondern bilden sich einzeln zu entsprechend kleineren Chromosomen aus, so daß die vielfache Anzahl der normalen Haploidchromosomen in den chalazalen Kernen zu finden ist.

Man hat früher die Antipoden den anderen Zellen des Embryosackes auf Grund ihres färberischen Verhaltens entgegengestellt; die Antipoden sind ebenso wie die vegetativen Zellen „kyanophil", während die anderen Elemente des Embryosackes „erythrophil" sind; doch ist eine derartige Scheidung, die nur die Folge der physiologischen Tätigkeit ist und auf der

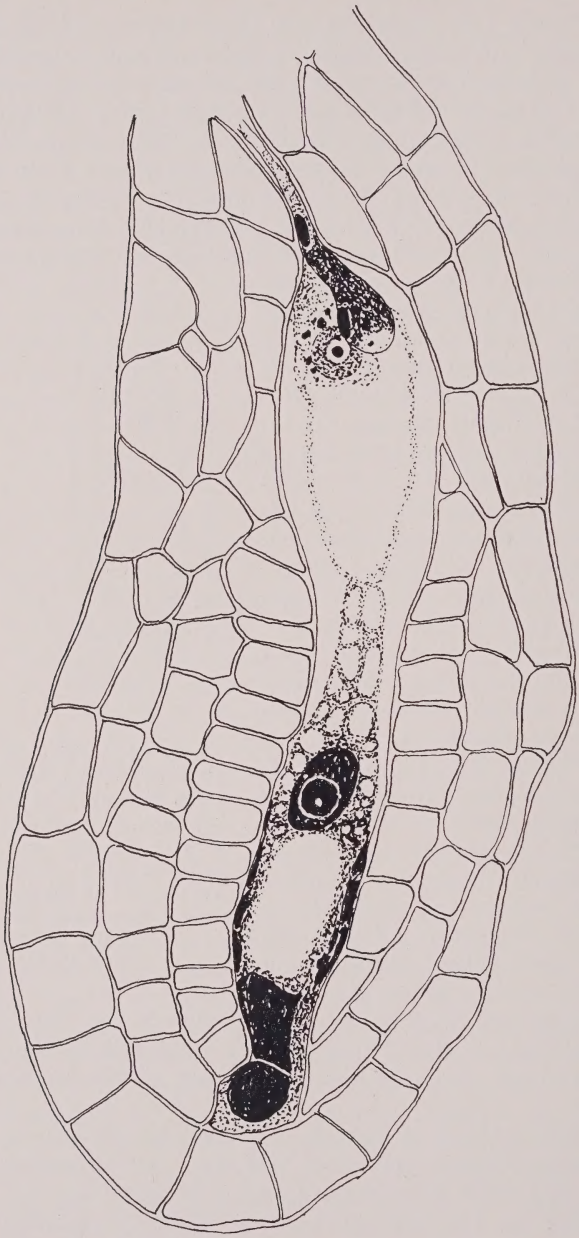


Abb. 211. *Ramondia Nathaliae.* Befruchtung. Vergr. 760.
(Nach Glišić 1924.)

verschiedenen Verteilung von „Oxychromatin" und „Basichromatin" beruht, heute verlassen.

Besonders dürfte hier noch auf das Verhalten der Sympetalen hinzuweisen sein. Nachdem der zarte Nuzellus mehr oder weniger bei der Entwicklung des Embryosackes resorbiert war, wächst nunmehr die Spitze

des reifen Embryosackes aus dem umschließenden Tapetum hervor, durchbricht und resorbiert die vor ihr liegende Nuzellusepidermis und wächst nunmehr weit in die Mikropyle hinein. Auch an der Chalaza verlängert sich der Embryosack und tritt gleichfalls aus dem Tapetum heraus. Der typische reife Embryosack der Sympetalen ist demnach erkennbar an dem Vorhandensein nur eines Integumentes, dem Tapetum, dem Fehlen jeglicher Nuzelluszellen und an zwei Einschnürungen, die durch die obere und die untere Grenze des Tapetums hervorgerufen werden und endlich an dem Eindringen des Embryosackes in die Mikropyle und das Chalazagewebe.

Die verschiedenen Typen des Embryosackes.

Abweichend von der Norm bilden manche Pflanzen nur einen vierkernigen Embryosack aus.

Dies ist ganz allgemein der Fall bei den *Onagraceen*. Die *Onagraceen* zeichnen sich (wie z. B. einige *Compositen*) dadurch aus, daß die am Mikropylende gelegene Makrospore zur Entwicklung kommt. Da die Degeneration der drei anderen Makrosporen verhältnismäßig langsam vor sich geht, so erkennt man ihre obliterierten Zellen noch nach Fertigstellung des Embryosackes. Durch zweimalige Kernteilung werden dann im Embryosack vier Kerne gebildet, von denen drei den Eiapparat bilden, während einer als Polkern später mit dem zweiten Spermakern verschmilzt.

Bei den *Podostemonaceen Oenone* und *Mourera* findet nach Magnus nach der homöotypischen Teilung der unteren Zelle keine Zellwandbildung mehr statt; der eine der beiden gebildeten Kerne bildet einen Chromatinklumpen und degeneriert.

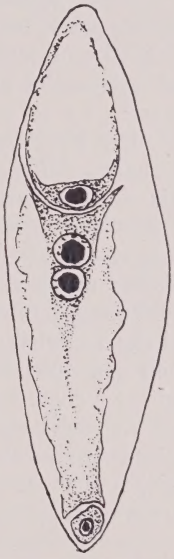


Abb. 212. *Plumbagella micrantha.* Fast reifer Embryosack; Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 3000. (Nach Dahlgren 1916.)

Ein anderer Modus der Bildung eines vierkernigen Embryosackes findet bei einigen *Orchideen*, z. B. bei *Clintonia* (Smith 1911), statt. Hier wird die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackzelle, d. h. die allotypischen Teilungen finden im Embryosack statt. Von den durch die allotypischen Teilungen gebildeten Kernen gehen drei zugrunde, während der übrigbleibende durch zweimalige Teilung vier Kerne liefert, von denen drei den Eiapparat bilden, während der vierte als Polkern fungiert.

Die größte Reduktion bei der Bildung des Embryosackes finden wir bei den *Plumbaginaceen*. So findet z. B. bei *Plumbagella micrantha* nach Dahlgren (1916) nach den beiden allotypischen Teilungen keine weitere Kernteilung statt. Die vier Makrosporenkerne bilden unmittelbar den reifen Embryosack. Der oberste wird zum Kern der Eizelle, der unterste zum Antipodenkern; die zwei übrigen stellen Polkerne dar. Synergiden kommen niemals vor. Bei *Plumbagella* findet demnach die kleinste denkbare Zahl von Kernteilungen statt, die zur Bildung eines befruchtungsfähigen Embryosackes führen kann. In gleicher Weise verhalten sich die anderen *Plumbaginaceen*.

Für *Garcinia* und *Moringa* sind von Treub (1910) bzw. von Rutgers (1923) fünfkernige Embryosäcke nachgewiesen worden, die dadurch

zustande kommen, daß sich im Vierkernstadium nur noch ein Mikropylarkern teilt. Der Embryosack besteht dann aus einem dreizelligen Eiapparat und zwei Polkernen.

Endlich ist auch eine Reihe von Pflanzen bekannt, die einen Embryosack mit sechzehn Kernen bilden.

Die Bildung eines solchen sechzehnkernigen Embryosackes trifft stets zusammen mit der Einbeziehung aller vier aus der Embryosackmutterzelle entstandenen Makrosporenkerne in die Embryosackbildung und ist daher als aus dem durch drei Teilungsschritte entstandenen Embryosacktypus abgeleiteter Vorgang anzusehen.

Diese sechzehnkernigen Embryosäcke sind deswegen besonders bemerkenswert, weil sie einerseits die Progression der Verwendung von vier Makrosporen zum Aufbau des Embryosackes zeigen, anderseits aber auch bei allgemein als primitiv angesehenen Pflanzengruppen vorkommen können, wo sie uns einen sehr primitiven Aufbau des Embryosackes zeigen.

Der Embryosack der Angiospermen zeigt dadurch, daß er aus freien Kernen gebildet ist, bereits an, daß er kein ursprünglicher Typus ist. Wir müssen annehmen, daß sich aus der Makrospore zuerst ein zelliges Prothallium, wie z. B. bei den Archegoniaten gebildet hat. Eine wesentliche Progression stellt nun bereits das Prothallium der Gymnospermen dar, welches durch simultane Kernteilungen und darauf einsetzende simultane Zellteilung gebildet wird. Wir haben hier dieselbe Progression, wie sie uns bei der Entwicklung des zellulären Endosperms zum nukleären Endosperm noch gegenübertreten wird. Nun finden wir bei den *Gnetales* noch eine weitere Progression, indem nämlich dort das Prothallium nukleär bleibt und sich erst später einzelne Zellen dadurch bilden, daß ein bestimmter Zytoplasmateil um die Kerne gewissermaßen herausgeschält wird, während gleichzeitig viele freie Kerne erhalten bleiben, die dann häufig eine Kernverschmelzung ausführen.

In dem Fortfall der simultanen Zellwandbildung, also dem Verschwinden der Phragmoplastenbildung ist eine weitere Progression zu sehen.

Wir finden nun bei den *Peperomien*, daß hier die Prothalliumbildung in ähnlicher Weise vor sich geht wie bei den *Gnetales*.

Als primitivste Bildung in bezug auf die Differenzierung der Kerne im Embryosack ist nach Schürhoff (1919) der Embryosack von *Peperomia hispidula* anzusprechen. Der Embryosack dieser Pflanze besteht nach Johnson (1907) kurz vor der Reife aus einer Eizelle, einer Synergidenzelle und vierzehn freien Kernen. Diese letzteren verschmelzen miteinander und bilden einen gelappten, sehr großen Kern. Die gleichen Eigentümlichkeiten zeigt der Embryosack von *Pep. Verschaffeltii* Lem. nach Abele (1923). Doch wurde hier keine Fusion der freien Kerne beobachtet.

Einen Schritt weiter in der Entwicklung des angiospermen Embryosackes geht schon *Peperomia pellucida* (Campbell 1899, 1901, Johnson 1900) und *Peperomia magnoliifolia* (Häuser 1916). Auch hier entsteht eine Eizelle und eine Synergide; von den übrigen vierzehn Kernen behalten jedoch sechs ihre seitliche Stellung und werden durch Zellwände vom übrigen Embryosack abgetrennt; die anderen acht Kerne verschmelzen, ebenso wie die vierzehn Kerne bei *Pep. hispidula* zum Endospermkern.

Bei *Pep. metallica* (L.) Linden et Rodigas werden sechs Polkerne und acht Antipoden gebildet, ein Zeichen, daß sich noch kein bestimmtes Zahlenverhältnis bei der Antipodenbildung der *Peperomien* ausgebildet hat.

Eine weitere Überleitung zum Normaltypus des angiospermen Embryosackes bringt *Gunnera macrophylla*. Im vierkernigen Embryosack sind nach Ernst (1908,) die Kerne kreuzweis gelagert, es tritt hier also zum erstenmal eine Orientierung der Kerne nach bestimmten Polen auf. Im achtkernigen Embryosack liegen zwei Kerne am Mikropylarende, vier in der Mitte und zwei am Chalazaende. Die vier mittleren Kerne wandern allmählich auch an das Chalazaende. Bei der letzten Teilung bilden sich im Mikropylarende vier Kerne, am andern Ende zwölf Kerne. Die Kerne an der Mikropyle liefern die Eizelle, zwei Synergiden und einen Polkern, die anderen zwölf Kerne bilden sechs einkernige Zellen und sechs freie Kerne. Diese freien Kerne vereinigen sich untereinander und dann verschmilzt auch der obere Polkern mit ihnen. Beim reifen Embryosack von *Gunnera* finden wir also am Mikropylarende eine Eizelle und zwei Synergiden, in der Mitte den sekundären Embryosackkern (aus sieben Kernen gebildet) und am Chalazaende sechs Antipodenzellen.

Ferner finden sich sechzehnkernige Embryosäcke bei gewissen *Euphorbia*-Arten, z. B. *Euphorbia palustris*, *Euph. procera* u. a. (Modilewski 1909, 1910, 1911, Dessiatoff 1911, Donati 1913).

Auch hier ist schon im vierkernigen Embryosack die kreuzweise Anordnung der Kerne festgelegt. Der reife Embryosack besteht dann aus vier kreuzweis angeordneten Zellentriaden und vier Polkernen, die miteinander verschmelzen. Wir finden demnach, daß hier insofern eine Weiterentwicklung stattgefunden hat, als Zellwandbildung bei allen vier Kerngruppen eingetreten ist. Ganz gleich verhalten sich nach Schürhoff (1924) die *Malpighiaceen*.

Wenn wir nun einerseits den sechzehnkernigen Embryosack als abgeleiteten Typus ansehen müssen, so können wir uns besonders aus der Anlage des Embryosackes bei *Peperomia* ein Bild machen, wie der achtkernige Embryosack der meisten Phanerogamen zustande gekommen ist. Die Abgrenzung der Antipoden ist unzweifelhaft eine Progression.

Auch bei den *Compositen* finden wir sechzehnkernige Embryosäcke, die durch Einbeziehung aller vier Makrosporenkerne in die Embryosackbildung zustande kommen. Hier können wir deutlich erkennen, daß gerade dies Moment zur Bildung des sechzehnkernigen Embryosackes führt, daß also der sechzehnkernige Embryosack an sich eine Progression gegenüber dem achtkernigen darstellt. Wäre die Progression der Verwendung der vier Makrosporenkerne bei den *Peperomien* nicht aufgetreten, so hätten wir dort noch einen vollkommen primitiven Typus der angiospermen Embryosackbildung. Aus dem Auftreten einer solchen Progression bei den *Peperomien* dürfen wir keineswegs schließen, daß nun überhaupt der Embryosack der *Peperomien* eine höhere Entwicklung zeige, da wir selbst bei sehr weit entwickelten Familien, z. B. den *Compositen*, verschiedene primitive Anlagen, z. B. ein mehrzelliges Archespor und zelluläre Endospermbildung, antreffen. Die Progressionen verlaufen eben keineswegs parallel und haben zum Teil erst relativ spät und zu verschiedener Zeit eingesetzt, daher können wir auf Grund unserer zytologischen Erfahrungen auch keinen monophyletischen Stammbaum der Angiospermen aufstellen, sondern alle Beobachtungen zeigen uns, daß unsere heutigen Pflanzen nur die Endglieder langer Entwicklungsreihen darstellen. Immerhin können wir aus dem Vergleich mit den Kryptogamen und den Gymnospermen auch für die Embryosackentwicklung der Angiospermen eine hypothetische

Entwicklungsreihe bis zum Typus des achtkernigen Embryosackes annehmen. (Vgl. auch Abb. 220.)

Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, daß Jacobsson-Stiassny (1916) der Ansicht ist, daß das Auftreten sechzehnkerniger Embryosäcke eine Folge günstiger Nahrungszufuhr sei. Da aber die normalen Teilungsschritte im Embryosack bei diesen Pflanzen schon um einen Teilungsschritt reduziert sind, müßte man eher eine verschlechterte Nahrungszufuhr annehmen. Es handelt sich überdies nicht um phänotypische, sondern um genotypische Erscheinungen, da sie bei den betreffenden Arten erblich vollkommen festgelegt sind. Solche Reduktionen, die als Progressionen zu deuten sind, sind in der Entwicklungstendenz der betreffenden Arten festgelegt und haben mit Ernährungsmodifikationen nichts zu tun, wie sich am besten aus dem Vorkommen acht- und sechzehnkerniger Formen bei *Euphorbia* ergibt.

Die Eizelle ist die einzige Zelle des Embryosackes, die keine wesentlichen Änderungen zeigt, abgesehen von solchen Fällen, in denen Geschlechtsverlust (Apogamie) eingetreten ist. Sie ist stets in Einzahl vorhanden. Ältere Angaben, daß z. B. bei *Santalum* zwei Eizellen regelmäßig beobachtet würden, haben sich als unzutreffend erwiesen.

Die Eizelle ist verhältnismäßig groß, da sie recht weit in den Embryosack hineinragt. Der größte Teil der Zelle wird jedoch von einer Vakuole eingenommen, so daß eigentlich nur im unteren Ende eine viertelmondförmige Zytoplasmamenge zu sehen ist, in der auch der Zellkern liegt.

Der Kern der Eizelle ist groß, er besitzt ein einziges Kernkörperchen.

Die Synergiden kommen normalerweise in Zweizahl vor; ihre Ausbildung ist je nach dem Grad der Anpassung an ihre physiologische Tätigkeit, die in der Hauptsache in der Abscheidung einer chemotaktisch wirkenden Flüssigkeit besteht, verschieden.

Syngeriden in vollendeter Ausbildung bilden langgestreckte Zellen, die in ihrem unteren Teile eine große Vakuole besitzen; über dieser Vakuole liegt der Kern. Am Mikropylarende ist das Plasma fädig differenziert und bildet hier den „Fadenapparat", der wie ein spitzer Pinsel allem Anschein nach die aus den Vakuolen stammende Flüssigkeit in die Mikropyle abtropfen läßt.

Das Plasma der Synergiden ist nach Habermann (1900) zuerst körnig, nimmt aber bald einen wabenartigen Bau an. Mit dem Wachstum der Synergiden erfolgt gleichzeitig eine starke Streckung des Plasmas, so daß schließlich langgezogene Waben von Zytoplasma die beiden Zellen erfüllen. Mittlerweile beginnt die Anlage des Fadenapparates am Scheitel der Synergiden. Einzelne Stränge des wabigen Zytoplasmas nehmen ein homogenes Aussehen an. Die Anzahl der umgewandelten Plasmastränge vergrößert sich mehr und mehr. Das Wachstum geschieht durch Apposition. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Plasma scheint den Abschluß der möglichen Bildung des Fadenapparates anzuzeigen. Der obere Teil verquillt häufig schon vor der Befruchtung zu kappenartigen Gebilden. Über dem Scheitel des Fadenapparates wird die Embryosackmembran resorbiert. Häufig ragen dann die Fadenapparate aus der resorbierten Membran hervor, z. B. bei *Torenia*. Gleichzeitig mit der Entwicklung des Fadenapparates schreitet die Bildung der Vakuolen im unteren Teile der Synergiden fort. Die Vakuolen werden immer durch eine, wenn auch mitunter sehr schmale Plasmaschicht von dem Fadenapparate getrennt.

Eine unmittelbare Verbindung der Vakuole mit dem Fadenapparate besteht nicht, so daß das Sekret also nicht unmittelbar in den Fadenapparat gelangen kann. Dadurch ist aber keine große Schwierigkeit gegeben, denn es ist leicht verständlich, daß die trennende Plasmaschicht das Sekret in den Fadenapparat überzuführen vermag. Man muß sich denken, daß das Plasma den auszuscheidenden Stoff aus der Vakuole in den Fadenapparat gleichsam hineindrückt. Nachdem das Sekret ausgeschieden ist und dieses den Pollenschlauch bis an den Eiapparat gelockt hat und ihm den Weg durch Auflösen der Embryosackmembran erleichtert hat, gehen die Synergiden zugrunde. Ihre Aufgabe haben sie erfüllt, und gerade die Lösung dieser Aufgabe verleiht dem Namen „Gehilfinnen" große Berechtigung.

Kurz nach der Befruchtung beginnt der Fadenapparat zu verquellen. Im Falle der Nichtbefruchtung tritt dieselbe Verquellung zu einer homogenen formlosen Masse ein. Die Synergiden gehen zugrunde, die verquollene Substanz des Fadenapparates bleibt am Scheitel des Embryosackes und in der Mikropyle zurück. Diese Masse ist noch vorhanden, wenn sich der Embryo schon vielmals durch Zellteilung vergrößert hat.

Die Substanz des Fadenapparates besteht aus Zellulose, die aus dem Plasma als Spaltungsprodukt entsteht. Einlagerung anderer Stoffe findet vor der Befruchtung nicht statt. Die Entwicklungsgeschichte der Vakuolen zeigt an, daß in ihnen der chemotaktisch wirksame, glykosehaltige Stoff zu suchen ist.

Bei einigen Pflanzen, die sich apogamisch fortpflanzen, wie z. B. *Thalictrum purpurascens* tritt eine eigenartige wabige Verquellung des Fadenapparates ein.

Es ist anzunehmen, daß die Synergiden eine chemotaktisch wirkende Substanz zur Anlockung des Pollenschlauches ausscheiden. Hierfür spricht u. a., daß bei *Crataegus Agarolus* nach Longo (1914) der Pollenschlauch nur in die Mikropyle solcher Samenanlagen eindringt, die einen Embryosack entwickelt haben.

Während wir normalerweise zwei Synergiden bei den Angiospermen antreffen, sind eine Anzahl Fälle bekannt, in denen sich nur eine Synergide vorfindet, und zwar finden wir dies bei primitiven Pflanzenfamilien, z. B. den *Peperomien* und gelegentlich auch bei *Piper*.

Eine der beiden Synergiden ist bei einigen Pflanzen gelegentlich befruchtungsfähig, z. B. bei *Gastrodia* (Kusano 1915), *Najas* (Guignard 1901), *Allium* (Tretjakow 1895, Hegelmaier 1897), *Trillium* (Ernst 1902), *Lilium* (Overton 1891), *Iris* (Dodel 1891), *Aconitum* (Osterwalder 1898), *Delphinium* (Persidsky 1914).

Fast stets läßt sich in diesen Fällen beobachten, daß sich der Charakter der Synergide verändert hat und die Zelle die Form einer Eizelle angenommen hat. Näher hierauf wird bei den Befruchtungserscheinungen der Angiospermen eingegangen werden.

Ferner tritt in einigen vierkernigen Embryosäcken, die aus Eizelle, zwei Synergiden und einem Polkern bestehen, die eine Synergide mit dem Polkern in Kopulation, z. B. bei *Gastrodia* (Kusano 1915), *Cypripedilum parviflorum* (Pace 1907).

Normalerweise besitzt der Embryosack der Angiospermen zwei Polkerne, die kurz vor oder während der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern oder Endospermkern verschmelzen. Bei der Zellbildung im Embryo-

sack besitzt die Endospermzelle eine große zentrale Vakuole, in deren oberen Zytoplasma der eine, der andere im unteren Teile des Zytoplasma liegt. Bald nähern sich die Polkerne, entweder kommt die Berührung im unteren oder im oberen Teil der Zelle zustande. Das zu dem sekundären Embryosackkern gehörige Zytoplasma umfaßt sowohl den Eiapparat als auch die an der Chalaza liegenden Antipoden.

Nur ein Polkern wird ausgebildet bei den Pflanzen mit vierkernigem Embryosack, also z. B. bei den *Onagraceen* und verschiedenen *Orchideen* usw.

Mehrere Polkerne finden sich bei den Pflanzen mit sechzehnkernigem Embryosack, bei denen, wie bereits ausgeführt, bis zu 14 Polkerne zum sekundären Embryosackkern verschmelzen können.

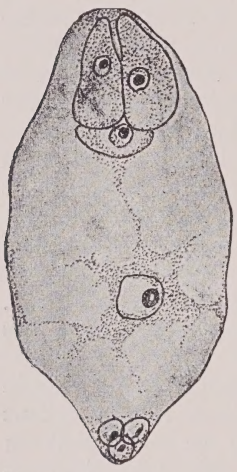


Abb. 213. *Ribes sanguineum*. Achtkerniger Embryosack. Die beiden Polkerne in einen Kern verschmolzen. Vergr. 400. (Nach Tischler.)

Bemerkenswert ist, wie schon erwähnt, daß bei einigen *Orchideen* mit vierkernigem Embryosack der einzig vorhandene Polkern mit der einen Synergide kopuliert.

Im normalen achtkernigen Embryosack finden wir drei Antipodenzellen, die gewöhnlich sehr bald degenerieren, so daß sie oft schon zur Zeit der Befruchtung kaum noch auffindbar sind.

Bei einzelnen Monokotylen- und Dikotylen-Gattungen findet während des weiteren Wachstums des Embryosackes eine mehr oder weniger auffallende Verlagerung der Antipoden nach der Seite statt, z. B. bei *Mirabilis Jalapa* (Hegelmaier 1887), *Nigella* (Westermaier 1890), ferner *Briza*, *Hordeum*, *Secale* und anderen *Gramineen* (Westermaier 1890), bei *Avena sativa* (Tannert 1905), *Avena fatua* (Cannon 1900), *Ranunculus septentrionalis* (Coulter 1898) usw.

Die gegenseitige Lage der Antipoden ist verschieden, im allgemeinen aber für jede Gattung konstant. Entweder sitzen sie alle nebeneinander an der Basis des Embryosackes, in welchem Falle der Embryosack oft ein basal verbreitertes Ende besitzt, wie z. B. bei verschiedenen *Ranunculaceen*, oder sie bilden eine Reihe übereinandergelagerter, von der schmalen, röhren- oder trichterförmigen Basis des Embryosackes wenigstens teilweise umschlossener Zellen. Das letztere ist der Fall bei den *Mimosaceae* (Guignard 1881), wo von den drei Antipoden eine basal gelegen ist, die anderen zwei dagegen über dieser gelagert sind. Auch die *Compositen*, z. B. *Tussilago* (Guignard 1882), *Senecio* (Mottier 1893), *Silphium* (Merrell 1900) besitzen übereinander gelagerte Antipoden. Benson (1888) beschreibt in ihrer Arbeit über die *Amentiferen* die Antipoden von *Castanea* als eine aus sechs Zellen bestehende lange Reihe, die in dem sehr engen Ende des Embryosackes liegen. Bei *Lilaea subulata* hat Campell (1898) eine obere, teilweise frei in den Embryosack hineinragende und zwei basale Antipoden gefunden (Basalapparat?).

In manchen Fällen werden um die Antipodenkerne keine Zellabgrenzungen mehr ausgeführt, z. B. bei *Tulipa* (Ernst 1901) und *Jasminum* (Guignard 1882).

Manchmal wird nur ein Antipodenkern vor den beiden anderen durch eine Zellwand getrennt; es entstehen dann zwei Antipodenzellen, von denen die eine zweikernig ist, z. B. bei *Cosmidium* (T ä c k h o l m 1916).

Die Degeneration der Antipoden beginnt bei einigen Pflanzen, so z. B. bei *Lilium Martagon* schon während des letzten Teilungsschrittes, so daß die Kernteilung nicht mehr in normaler Weise zu Ende geführt wird. Es entstehen dann Bilder, die als Übergänge zwischen Mitose und Amitose gedeutet werden können. Gewöhnlich unterbleibt in solchen Fällen auch die Ausbildung einer Zellwand.

Abb. 214. *Silphium perfoliatum.* Reifer Embryosack. Langgestreckte Synergiden, übereinander angeordnete Antipoden. Vergr. 1375. (Nach M e r r e l l 1900.)

Abb. 215. *Tulipa Gesneriana L.*
a Embryosack aus einer oberen breiteren und einer unteren schmäleren Partie bestehend. Am Ovarialende sind zunächst dem Scheitel die beiden schwach gekrümmten, homogen gefärbten Synergidenkerne. Unter jedem derselben ist eine kleine Vakuole. Eikern und oberer Polkern sind kugelig; außer durch die Stellung sind sie gewöhnlich noch durch die bedeutendere Größe des oberen Polkerns zu unterscheiden. Die Antipodialseite des Embryosackes steht mit der Ovarialseite nur durch einen dünnen Wandbelag in Verbindung. Antipodenkerne und unterer Polkern liegen in derselben vakuoligen Protoplasmaansammlung. Der untere Polkern ist größer als seine drei Schwesterkerne. Vergr. 370. b und c unteres Ende des Embryosackes. Die Antipodenkerne zerfallen durch Fragmentation in Stücke; die einzelnen Stücke haben unregelmäßige Form, entbehren einer Kernmembran und stehen oft noch miteinander in Verbindung. Vergr. 370. (Nach E r n s t 1901.)

Der Vorgang verläuft gewöhnlich in der Weise, daß der tiefer gelegene der beiden Chalazakerne im vierkernigen Embryosack in seiner Teilungsneigung den drei anderen Kernen des Embryosackes, die sich in einem untereinander übereinstimmenden Stadium befinden, vorauseilt. Die Teilung sieht einer Amitose ähnlich, doch unterscheidet sie sich hiervon durch die Ausbildung der Spindelfasern. Je vollkommener die Anlage der Spindelfasern gelang, umso gleichmäßiger wird die Kernsubstanz auf die beiden Pole verteilt. In der Minderzahl der Fälle gelingt die Ausbildung von zwei Kernen nicht. Das an körniger, stark färbbarer Substanz überreiche Gerüstwerk zieht sich dann wohl seiner ganzen Masse nach an das eine Ende des faserigen Körpers hin, oder das eine Ende der Fasern erhält mehr Substanz als das andere. Hierauf schrumpft die Kernsubstanz zu einem, bzw. wenn die Teilung gelang, zu zwei gleich oder ungleich großen Klumpen zusammen, die sich intensiv färben. In einigen Fällen kommt es später auch zur Ausbildung einer Scheidewand zwischen den beiden Kernmassen, sonst nimmt nur ein Zellraum das untere Embryosackende ein.

Anderseits finden wir auch häufig eine besonders kräftige Entwicklung der Antipoden, sei es, daß diese einzellig bleiben und zu riesenhaften Zellen mit Riesenkernen heranwachsen, wie wir dies besonders bei den *Ranunculaceen* (Osterwalder 1898, Schürhoff 1915) finden, sei es, daß es zu wiederholten Teilungen kommt, so daß eine große Anzahl einkerniger Antipodenzellen oder mehrkernige Antipodenzellen entstehen.

Zahlreiche Antipodenzellen finden wir vor allem bei den *Gramineen* (Körnicke 1897, Kuwada 1910, Ernst 1908, Cannon 1900, Fischer 1880, Němec 1910, Lötscher 1905, Westermaier 1890, Shadowsky 1926 u. a.).

Ferner finden sich zahlreiche Antipoden bei den *Compositen*, z. B. bei *Taraxacum* (Hegelmaier 1880, Coulter und Chamberlain 1903), *Conyza* (Guignard 1882), *Tussilago* (Guignard 1882), *Senecio* (Mottier 1893, Afzelius 1924), *Aster novae Angliae* (Chamberlain 1895). Einmal fand Merrell (1900) bei *Silphium* sieben Antipoden. Ebenso schwankend scheint die Zahl der Antipoden bei *Castanea* (Benson 1888), *Lysichiton* (Campbell 1899) und *Triglochin* (Hill 1900) zu sein. Die erste besitzt sechs bis mehrere, *Lysichiton* acht oder auch eine größere Anzahl und *Triglochin* drei bis vierzehn Antipoden. Bei den *Ranunculaceen* und *Papaveraceen* wird die Anzahl der Antipoden meistens zu drei angegeben.

Bei den *Araceen*, z. B. *Aglaonema* sind ebenfalls Antipoden in größerer Anzahl vorhanden (?) (Campbell 1900).

Die Form der Antipoden ist sehr mannigfaltig. Langgestreckte Antipoden kommen bei *Caltha* (Thomas 1900) vor, bei *Jeffersonia* sind die Antipoden langgestreckt und halb so lang wie der Embryosack (Andrews 1895). Bei den *Rubiaceen Vaillantia* und *Galium* erscheint die unterste Antipode als eine Zelle von langgestreckter Gestalt (Lloyd 1899). Birn- und zylinderförmige Antipoden kommen bei *Zostera* vor (Rosenberg 1901). Blasiges Aussehen besitzen sie bei *Helleborus* (Vesque 1878).

Die physiologische Bedeutung der Antipoden liegt, wenn diese besonders vergrößert oder vermehrt sind, unzweifelhaft in ihrer Tätigkeit als einer Art Haustorien. Besonders gut finden wir solche „Antipodenhaustorien" bei manchen *Compositen* ausgebildet. So schildert Afzelius (1924) den Antipodenapparat von *Othonna carnosa*. Die beiden oberen

Antipoden schwellen beträchtlich an und bilden mehr oder weniger kugelförmige Körper, die mit dichtem Plasma gefüttert sind und einen großen Kern mit kräftigem Nukleolus haben. Die basale Antipode wächst aus der sehr kräftig entwickelten Integumenttapete tief in die Chalaza hinein, und

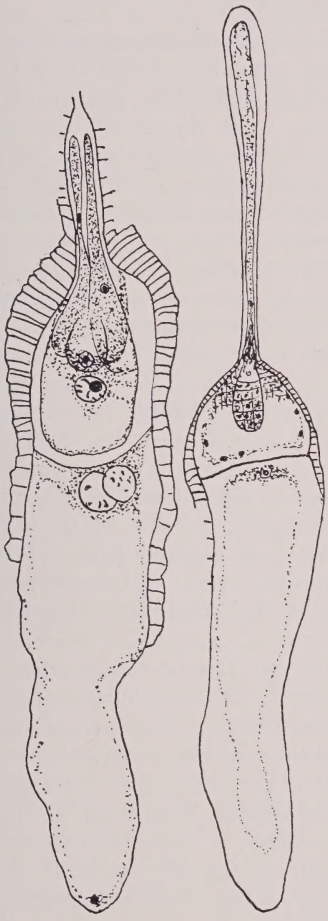


Abb. 216. *Ursinia anthemoides.* a mit verlängerten Synergiden und Riesenantipoden. Vergr. 160. b Synergiden und Antipodenhaustorium. Vergr. 85. (Nach Dahlgren 1924.)

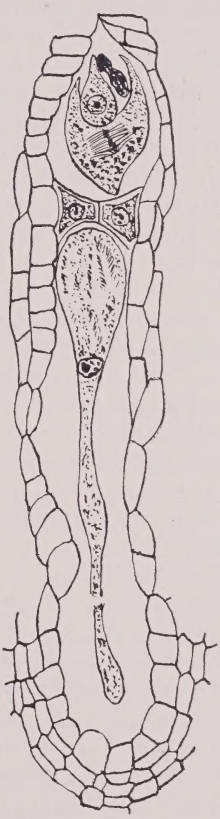


Abb. 217. *Callipeltis cucullata.* Embryosack kurz nach der Befruchtung. Teilung des Endospermkerns; die unterste Antipode haustorial vergrößert. (Nach Lloyd 1902.)

hier schwillt ihre Spitze zu einem großen keulenförmigen oder kugeligen Gebilde heran. Ihr Kern wandert in den vergrößerten Basalteil hinunter und bildet hier einen hypertrophierten Klumpen mit mehreren Kernkörperchen. Ein antipodiales Haustorium wird ferner von Goldflus (1898) für *Leucanthemum* (*Chrysanthemum*) *lacustre* und *Chrysanthemum leucanthemum* angegeben. Ferner besitzt *Ursinia anthemoides* nach Dahl-

gren (1924) eine Riesenantipode. Man sieht aus den Abbildungen, daß diese Riesenantipode einem Basalapparat zum Verwechseln ähnlich ist, so daß also ein solches chalazales Haustorium ebensogut von einer Antipode als von einem endospermatischen Basalapparat gebildet sein kann. Von Hartmann (1923) werden endlich für *Acanthaceen* Antipodenhaustorien angegeben, z. B. bei *Aphelandra aurantiaca*.

Durch Antipodenhaustorien sind ferner die *Rubiaceae* ausgezeichnet. Hier bildet sich nach den Untersuchungen von Lloyd (1902) die unterste der Antipoden zu einem langen Schlauch aus. Wir finden hier also ähnliche Verhältnisse wie bei gewissen *Compositen*. Da die *Rubiaceae* mit den *Compositen* sicher nahe verwandtschaftliche Beziehungen aufweisen, können wir hierin, da anderwärts so ausgesprochene Antipodenhaustorien nicht vorkommen, auch ein Verwandtschaftszeichen erblicken, insbesondere, da auch andere Kennzeichen der Haploidgeneration, z. B. nukleares Endosperm in rudimentärer Form ohne große zentrale Vakuole und mikropylare Haustorien, die nicht vom Endosperm stammen — bei den *Rubiaceae* Suspensorhaustorien, bei den *Compositen* Synergidenhaustorien —, als spezielle Besonderheiten in der unitegminaten-tenuinuzellaten Sympetalenreihe sich vorfinden.

In einigen Fällen werden keine Antipoden gebildet, so vor allem bei den *Onagraceen*, ferner bei den *Podostemonaceen* und bei *Limnocharis*, in den beiden letzteren Fällen werden durch die erste Teilung im Embryosack zwei Kerne gebildet, von denen sich nur der obere weiter entwickelt, während der untere ungeteilt bleibt. Da dieser z. B. bei einigen *Podostemonaceen* mit dem oberen Polkern und dem zweiten Spermakern verschmilzt, hat er die Funktionen des zweiten Polkerns übernommen.

Vielkernige Antipodenzellen kommen bei verschiedenen Pflanzenfamilien vor.

Bei *Clematis* fanden Vesque (1878) und Guignard (1882) mehrkernige Antipoden. Mottier (1895) beschreibt mehrkernige Antipoden bei *Anemone*, *Anemonella*, *Aquilegia* und *Caltha*; bei *Anemone hepatica* beobachtete er zehn bis zwölf Kerne. Auch die *Compositen* besitzen hier und da mehrkernige Antipoden. So z. B. *Aster*, wo Opperman (1904) nur in einzelnen Fällen einkerniger Zellen antraf, dagegen oft solche mit vielen Kernen, z. B. vierzehn oder neunzehn. Guignard (1901) fand bei *Zea Mays* eine größere Anzahl mehrkernige Antipoden in der sehr engen Basis des Embryosackes. Derselbe Autor (1882) beobachtete oft zwei Kerne in den hervorragenden Antipoden von *Cornucopiae*. Johnson (1902) gibt die Zahl der Antipoden für *Heckeria* als drei bis acht an, nach den Zeichnungen zu urteilen handelt es sich um mehrkernige Zellen, da nicht alle Kerne durch Wände getrennt sind. Schließlich fand Benson (1888) in der großen untersten Zelle der Antipodengruppe von *Castanea* mehrere Kerne.

Besonders lebenskräftige Antipoden finden wir bei den *Ranunculaceen* und der Gattung *Piper*. Johnson (1910) fand nämlich, daß die Antipoden von *Piper medium*, obgleich sie sich nicht durch besondere Größe auszeichnen, im reifen Samen erhalten bleiben, und über die Antipodenzellen von *Delphinium exaltatum* sagt Dunn (1900), daß sie auch in den ältesten Samen ohne Zeichen von Degeneration aufzufinden sind. Möglicherweise handelt es sich vielleicht bei *Piper* um einen endospermalen Basalapparat.

Über die Beziehungen der Antipodenausbildung zum Endosperm wird noch bei der Besprechung des Endosperms eingegangen werden.

Die Ansichten über die physiologische Rolle der Antipoden sind hauptsächlich drei. Nach der ersten sind die Antipoden vollständig inaktiv, also Zellen, die ohne jede physiologische Bedeutung für die Weiterentwicklung des Embryosackes sind. Zweitens wird die Anschauung vertreten, daß die Antipoden ernährungsphysiologisch wichtig seien und nach der dritten Ansicht schließlich werden die Antipoden als eine Art Laboratorien betrachtet, in welchen die zur Ernährung des Embryosackes dienenden Stoffe synthetisiert werden.

Ein Vertreter der ersten Anschauung ist vor allem Huss (1906). Er glaubt, daß die Antipoden, die in der Leitungsbahn liegen, durch welche dem Endosperm und dem Embryo die Nährstoffe von der Leitbündelendigung der Chalaza zugeführt werden, einenTeil der sie passierenden Nährstoffe zur eigenen Vergrößerung verbrauchen. Anhaltspunkte zur Annahme einer resorbierenden, verarbeitenden, haustoriellen oder sekretorischen Tätigkeit zugunsten des Embryosackinhaltes scheinen ihm nicht vorhanden zu sein.

Eine physiologische Bedeutung wird den Antipoden von Lloyd (1899), Coulter (1898), Campbell (1899), Opperman (1904), Goldflus (1898), Rosenberg (1901), Osterwalder (1898) und Westermaier (1890) zugesprochen.

Ikeda (1902) und Lötscher (1905) erklären endlich die Antipoden als Zellen, welche entweder das Nuzellusgewebe in ihrer Nähe auflösen oder die Nährstoffe in sich aufnehmen, um sie für den Embryosack umzuarbeiten.

Lötscher unterscheidet drei Typen von Antipoden, von welchen der erste eine auflösende und resorbierende, der zweite eine verarbeitende oder umwandelnde Rolle spielt. Dem dritten Typus gehören schließlich diejenigen Antipoden an, die vorwiegend eine haustorielle Funktion haben.

Da die Antipoden phylogenetisch Prothalliumkerne darstellen, kommt ihnen eine primäre besondere ernährungsphysiologische Rolle nicht zu. Aus der besonderen Struktur der Antipoden bei manchen Familien, z. B. den *Ranunculaceen* ist jedoch ersichtlich, daß sie sekundär eine derartige Rolle erworben haben.

Wir finden z. B. die gleichen Kennzeichen: Riesenwuchs der Zelle, Riesenkerne, Mehrkernigkeit, Struktur des Chromatins usw. in den Haustorien des Endosperms und den als Haustorien ausgebildeten riesigen Suspensorzellen vieler Pflanzenfamilien.

Alle diese Zellen zeigen einen ausgesprochen „Drüsenzellen"charakter, der nicht auf eine Zuleitung der Nährstoffe zurückzuführen ist, sondern eine erworbene spezifische Anlage der in Betracht kommenden Zellen darstellt.

Über die Bedeutung der Bestandteile des befruchtungsreifen Embryosackes der Angiospermen sind verschiedene Ansichten bekannt geworden. Doch leiden alle Erklärungen daran, daß sie uns keine Ableitung von der haploiden weiblichen Generation der Archegoniaten oder der Gymnospermen bieten.

Allein die Deutung der Eizelle als homolog mit der Eizelle der Archegoniaten ist allgemein anerkannt; über die anderen Bestandteile des Embryosackes gehen dagegen die Meinungen sehr auseinander. So werden

die Synergiden als funktionslos gewordene Eizellen oder als Halszellen des auf Eizelle und zwei Synergiden reduzierten Archegoniums oder als vegetative Prothalliumzellen gedeutet. Die Antipoden werden gleichfalls als vegetative Zellen des Prothalliums angesprochen; dieselbe Deutung erfahren gewöhnlich auch die Polkerne.

Porsch (1907) ist der Ansicht, die schon von Marshall-Ward (1880) ausgesprochen wurde, daß der Inhalt des angiospermen Embryosackes aus einem scheitelständigen und einem basalen Archegonium bestehe. Die Synergiden hält er für Reste des Archegoniumhalses, der obere Polkern soll der Kern der nicht mehr zur Ausbildung gelangenden Bauchkanalzelle des Archegoniums sein. In gleicher Weise soll die Antipodenzellgruppe ein zweites Archegonium darstellen. Das Endosperm wird als ein zur Fortpflanzung unfähig gewordener Nährembryo angesehen.

Schürhoff (1919) kommt besonders auf Grund der bei den *Peperomien* festgestellten Befunde zu dem Ergebnis, daß die Eizelle der Eizelle der Archegoniaten und der Gymnospermen entspricht. Die eine Synergide hält er für homolog der Bauchkanalzelle, die andere Synergide ist als nachträglich abgegrenzte Zelle des vielkernigen Prothalliums anzusehen. Die Polkerne sind die Reste des vielkernigen, noch nicht zellig differenzierten Prothalliums. Die Antipoden sind nachträglich abgegrenzte Prothalliumzellen.

Daß die eine Synergide die Schwesterzelle des Eies ist, ergibt sich nach Schürhoff (1919) aus den Fällen, wo wie bei *Peperomia* überhaupt nur eine Synergide vorkommt, sowie ferner daraus, daß sich die beiden Synergiden vollkommen verschieden verhalten. Bei *Piper subpeltatum* kommen nach Palm (1915) normalerweise zwei Synergiden vor, es finden sich aber gelegentlich Embryosäcke, die nur eine Synergide und eine Eizelle an der Mikropyle besitzen, wo diese also sicher Schwesterzellen sind. Wir hätten hier also einen Übergang zu dem *Peperomia*-Typus. Normalerweise degeneriert die eine Synergide, die als Bauchkanalzelle gedeutet ist, bei der Befruchtung, während die andere gelegentlich befruchtungsfähig ist, oder mit dem oberen Polkern, z. B. bei *Cypripedilum* (Pace 1907) und *Gastrodia* (Kusano 1915), verschmilzt, worauf später dann noch eine Kopulation mit dem zweiten Spermakern folgt (vgl. auch die *Plumbaginaceae*).

Ganz besonders für die Verschiedenartigkeit der beiden Synergiden sprechen die Befunde Murbecks (1902) an *Alchimillen*. Hier kommen häufig Unregelmäßigkeiten in der Embryosackentwicklung vor, z. B. kann sich eine Synergide auch als Eizelle entwickeln, während anderseits eine Synergide an der Verschmelzung der Polkerne teilnehmen kann. Anderseits können mehrere Antipodenkerne an der Verschmelzung der Polkerne teilnehmen, woraus sich eine Gleichwertigkeit der Antipodenkerne ergibt.

Es können bei *Alchimilla* also alle Kerne des Embryosackes außer der Eizelle und der einen Synergide „wandern". Eine „Wanderung" der einen Synergide zu den Polkernen finden wir auch als Ausnahmefall bei *Aster undulatus* nach Opperman (1904) (siehe unter Befruchtungserscheinungen).

Einen weiteren Fall, aus dem zu ersehen ist, daß Eizelle und eine Synergide Schwesterzellen sind, ergibt sich aus den Angaben von Persidsky (1914) über *Delphinium elatum*. Hier wurde in einem Falle ein Embryosack mit zwei Eizellen, drei Synergiden, dem (bereits geteilten) sekundären Embryosackkern und einer Antipode gefunden, die fehlenden Antipoden haben die überzähligen Zellen des Eiapparates gebildet. Dies ist

so zu erklären, daß nach der zweiten Teilung im Embryosack drei Kerne (statt zwei) an das Mikropylarende und nur einer an das Antipodenende gewandert sind. Während der letztere bei dem dritten Teilungsschritt einen Polkern und eine Antipode gebildet hat, läßt sich die Entstehung der drei Synergiden, zwei Eizellen und des oberen Polkerns nur so erklären, daß jeder der drei oberen Kerne eine Synergide abgegeben hat und daß zweimal der Fall realisiert wurde, daß Eikern und Synergidenkern Schwesterkerne waren und einmal der dritte Synergidenkern und der obere Polkern. Wären Eikern und Polkern Schwesterkerne, so hätten aus den ursprünglich drei Kernen zwei Synergiden, zwei Eikerne und zwei Polkerne entstehen müssen.

Abb. 218. *Trillium cernum.* Bildung der acht Kerne im normalen Embryosack. Aus den noch erkennbaren Spindelfasern ergibt sich, daß die beiden oberen Kerne, welche zu Synergiden werden, keine Schwesterkerne sind, sondern daß einerseits Eikern und ein Synergidenkern, andererseits der obere Polkern und der zweite Synergidenkern Schwesterkerne sind.
(Nach Heatley 1916.)

Dadurch, daß die Synergidenkerne außerordentlich schnell eine bestimmte Differenzierung annehmen, hat man sich leicht zu der Annahme verleiten lassen, daß sie Schwesterkerne seien. Ich habe die ganze Literatur daraufhin durchgesehen, ob diese Annahme durch positive Befunde, etwa Spindellagerung, gestützt sei, doch konnte ich mich hiervon in keinem Falle überzeugen. Meistens werden zur Beurteilung zu späte Stadien herangezogen, bei denen bereits eine Differenzierung der Synergidenkerne stattgefunden hat. Gewöhnlich ist dann auch schon eine Differenzierung der Antipodenkerne eingetreten, so daß sich der untere Polkern und sein Antipodenschwesterkern ebenfalls in ihrer Struktur wesentlich unterscheiden. So sagt z. B. Coulter (1898): „In figs. 43—46 the fact that the synergids are sister cells is evident." Die Abb 44 bis 46 sind für eine Beurteilung viel zu weit vorgeschritten und aus Abb. 43 möchte ich viel eher ersehen, daß Eikern und ein Synergidenkern einerseits und der andere Synergidenkern und Polkern anderseits Schwesterkerne sind. Die sekundäre Veränderung der Synergidenkerne kann hier ebensowenig phylogenetisch den Ausschlag geben, wie die sekundäre Veränderung der Antipodenkerne. Und wie gar Rutgers aus seinem schlecht fixierten Material Schlüsse ziehen will, in dem er einfach statuiert, die Synergiden sind Schwesterzellen, ist mir beim Studium seiner Abbildungen vollkommen unerfindlich.

Hingegen gebe ich beifolgend eine Abbildung von Heatley (1916) wieder, die noch die Spindeln zwischen den Schwesterkernen zeigt und aus welcher ohne Zweifel ersichtlich ist, daß die eine Synergide eine Schwesterzelle der Eizelle ist.

Da in den meisten Fällen die beiden Spindeln im Mikropylarteil des Embryosackes kreuzweise gelagert sind, läßt sich aus der Lage der einzelnen Kerne, wenn die Spindeln nicht mehr sichtbar sind, kein Rückschluß auf ihre Abstammung ziehen.

Anderseits finden wir allerdings, daß bei der außerordentlich spezialisierten und in ihrer Embryosackbildung aufs höchste reduzierten Familie der *Podostemonaceen* auch der Fall eintreten kann, daß Eizelle und oberer Polkern Schwesterkerne sind, doch ist auch bei dieser Familie ein anderer

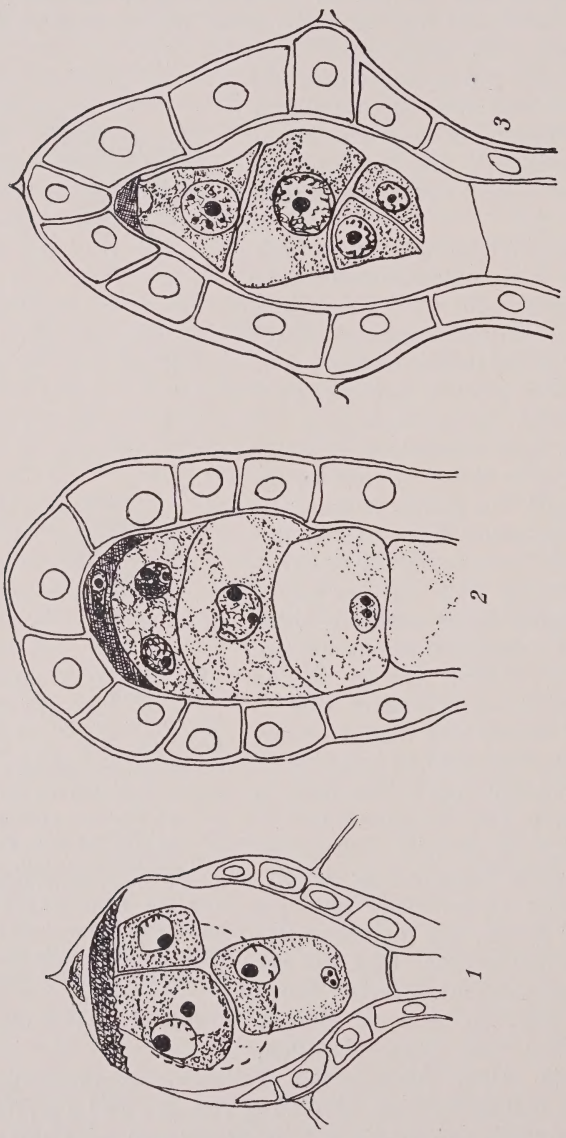


Abb. 219. Embryonalentwicklung der Podostemonaceen.
1 *Lawia ceylanica*. Reifer Embryosack. Die oberste degenerierte Zelle stammt vom Nuzellus, darunter liegt die „Kappe" (die eine Tochterzelle der Embryosackmutterzelle). Die oberen vier Kerne stammen von dem Schwesterkern des unten liegenden kleinen Kerns ab. Vergr. 1550. 2 *Podostemon subulatus*. Vierkerniger Embryosack. Die beiden Synergiden, ferner Eikern und Polkern sind Schwesterzellen. Vergr. 1550. 3 *Dicraea elongata*. Reifer Embryosack. Synergide und Eizelle sowie anderseits die beiden Polzellen sind Schwesterzellen. Vergr. 1550. (Nach Magnus.)

Fall bekannt (*Dicraea*), bei dem die Eizelle die Schwesterzelle der einzig vorhandenen Synergide darstellt. Wir müssen daher annehmen, daß normalerweise Eizelle und Synergide Schwesterzellen sind, daß aber in ganz bestimmten Ausnahmefällen hier eine Verschiebung stattfinden kann, ebenso wie z. B. bei manchen höher stehenden Arten (z. B. *Adoxa*), die eine Synergide auch nicht mehr bei der Befruchtung degeneriert, was dar-

auf hindeutet, daß sie ihren Charakter als Bauchkanalzelle aufgegeben hat. Die häufig stattfindende Weiterentwicklung der Antipoden spricht außerordentlich gegen eine Deutung der Antipoden als zweiten Eiapparat, während sie als gelegentliche Weiterentwicklung des zelligen Prothalliums leicht verständlich ist.

Für die Entwicklung der verschiedenen Embryosacktypen sind verschiedene Schemata entworfen worden, zuletzt von Rutgers (1923). Diese Schemata haben nur einen sehr bedingten Wert, da sie meistens nur die Zahl der verwendeten Makrosporenkerne und die Zahl der Embryosackkerne als Vergleichsobjekt benutzen. In der Tat kommt es aber nicht auf die Aufstellung solcher ziemlich einseitiger Schemata an, sondern auf die Würdigung sämtlicher phylogenetisch wichtigen Faktoren, wie z. B. vielzelliges oder einzelliges Archespor, Vermehrung der Antipoden usw. Es ist ferner ein Schema nicht nur auf Reduktionserscheinungen aufzubauen, sondern es müßten auch Progressionen in gleicher Weise besprochen werden. Schließlich ist der Embryosack nur ein willkürlich herausgegriffener Teil der für die Phylogenie und Systematik wichtigen Befunde und daher nur in beschränktem Maße verwendbar. Als gleichwertige Unterlagen sind unstreitig die männliche Gametophytengeneration und die Endospermverhältnisse anzusehen. Es würde sich aber durch Einbeziehung aller wichtigen Faktoren eine so große Menge von verschiedenen Möglichkeiten ergeben, daß ein Schema sich überhaupt nicht mehr aufstellen läßt. Ich sehe daher davon ab, diese Schemata hier anzuführen, nachdem ich im einzelnen die Reduktionen und Progressionen sowie ihre systematische Verwertbarkeit besprochen habe.

Bei der Verwertung phylogenetischer Merkmale des Embryosackes für die Systematik hat man nach Ernst (1908) vor Augen zu halten, daß wahrscheinlich Formen, welche uns weiteren Aufschluß über die Phylogenie des Embryosackes geben können, nicht ausschließlich unter denjenigen zu treffen sind, welche auch in den Merkmalen der Sporophytengeneration primitiver Natur sind; ferner weisen gerade diejenigen Angiospermen, welche in Gestalt oder Bau am meisten Anklänge an die Gymnospermen zeigen, wie *Casuarina*, *Drimys* usw. im Verlauf der Embryosackentwicklung durchaus den Normaltypus des achtkernigen Embryosackes der Angiospermen auf. Daß primitivere Embryosackverhältnisse nicht innerhalb bestimmter Reihen und Familien, sondern sporadisch innerhalb weit auseinanderstehender Familien vorhanden sein mögen, lassen auch andere mit der Bildung der Geschlechtsgeneration in Beziehung stehende Vorgänge, wie derjenige der Archesporbildung, erwarten. Das Vorkommen einer größeren Zahl von Embryosackmutterzellen im Nuzellus der Angiospermensamenanlage ist sicher ein Merkmal primitiven Charakters, und doch findet man Beispiele dafür nicht nur bei Formen mit vermutlich primitiven Sporophyten wie *Casuarina*, *Fagaceen*, *Betulaceen* und *Salicaceen*, sondern auch in sogenannten hochstehenden Reihen, z. B. bei Vertretern von verschiedenen Gattungen der *Rosaceen*, bei *Ranunculaceen*, gelegentlich bei *Asclepiadaceen*, *Rubiaceen*, *Compositen* und vereinzelten Vertretern anderer Familien. Das primitive Merkmal eines mehrzelligen Archespors ist also gar nicht mit dem Vorkommen primitiver Merkmale am Sporophyten verknüpft. In gleicher Weise kann auch der Vorgang der Embryosackgestaltung von jenen unabhängig sein.

Als den ursprünglichsten Prothalliumtypus haben wir unzweifelhaft

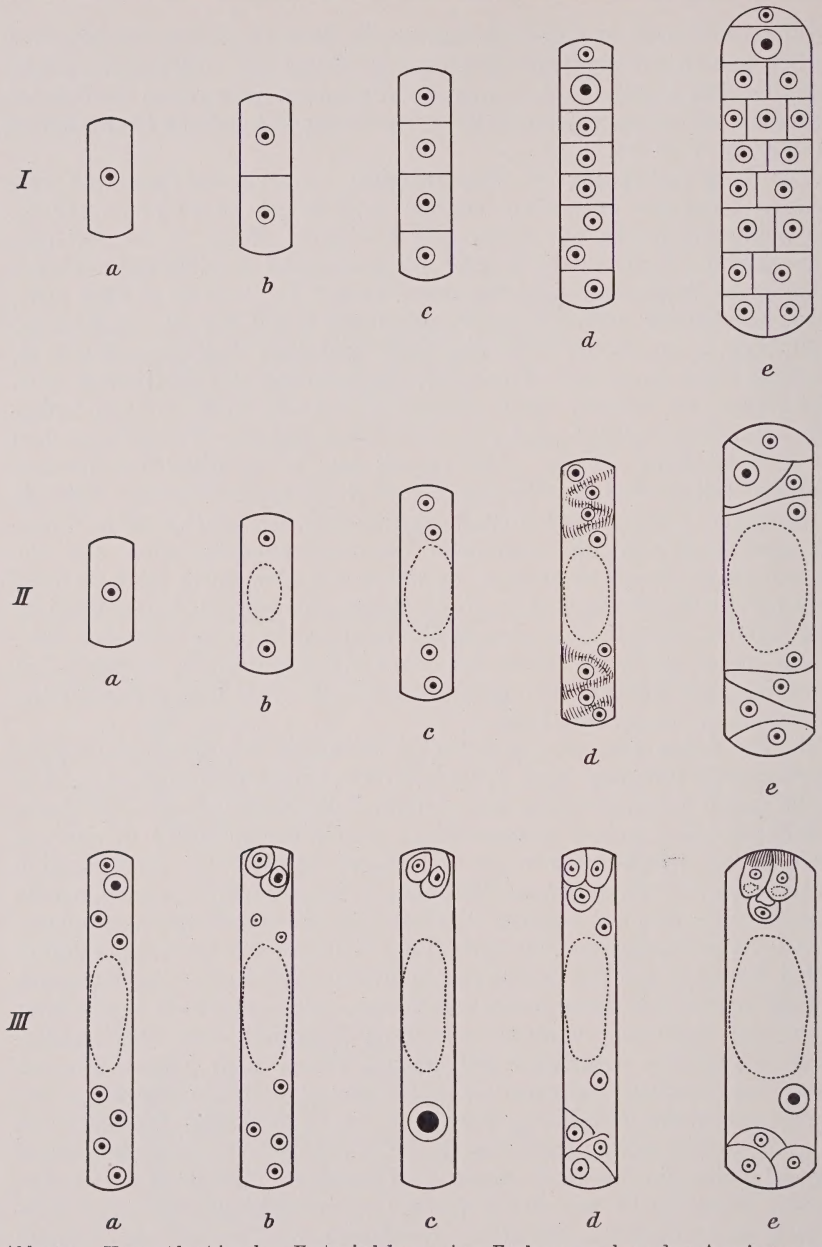


Abb. 220. Hypothetische Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. I zellulare Entwicklung des Prothalliums, Anzahl der Prothalliumzellen nicht festgelegt, Archespor vielzellig, zahlreiche Embryosäcke nebeneinander entwickelt, infolgedessen Prothallien langgestreckt, oben Bauchkanalzelle, darunter Eizelle. — II nukleare Entwicklung des Prothalliums mit späterer Phragmoplastenbildung, infolgedessen gleichzeitige Teilungsschritte im Prothallium, daher gerade Anzahl von Kernen, z. B. 32, 16, 8, Bildung einer zentralen Vakuole, infolgedessen Polarität im Embryosack und Ausbleiben der Scheidewand zwischen den mittleren Kernen, daher Bildung der Polkerne, im Anschluß hieran bei diesen Kernverschmelzung. — IIIa nukleare Entwicklung des Prothalliums mit späterer freier Zellbildung; b freie Zellbildung nur im Archegonium *(Peperomia hispidula)*; c Verschmelzung aller freien Kerne zum sekundären Embryosackkern *(Peperomia hispidula)*; d freie Zellbildung um 6 Kerne, Entstehung der zweiten Synergide, zwei freie Polkerne, letztere in e verschmolzen (Normaltypus). (Original.)

den zellulären anzusehen, wie wir ihn ja von den Kryptogamen her kennen. Aus diesem Typus hat sich derjenige herausgebildet, welcher dem nukleären Endosperm gleicht, wo zwischen den zahlreichen Kernen Phragmoplasten gebildet werden, in denen Zellwände zur Ausbildung gelangen. Diesen Typus finden wir z. B. bei den *Cycadales* und den *Coniferen*. Einen noch weiter vorgeschrittenen Typus finden wir bei den *Gnetales*, bei denen das Stadium der freien Kerne erhalten bleibt und die simultane Zellwandbildung ausgefallen ist. Hier grenzen sich um die einzelnen (befruchteten Ei-)Kerne später Zellwände ab, indem gewisse Teile des Plasmas herausgeschnitten werden. Bei den Angiospermen haben wir ebenfalls den letztgenannten Typus, also keine Phragmoplastenbildung mehr. Bei *Peperomia hispidula* wird vor der Befruchtung auf diese Weise nur ein Ei- und ein Synergidenkern aus dem Plasma des Embryosackes herausgeschält, bei anderen Pflanzen werden auch die Antipoden abgetrennt. Daß früher der Embryosack aus vielen einzelnen Zellen als Prothallium angelegt wurde, kann man vielleicht noch daraus schließen, daß mehrere Fälle bekannt sind, in denen in der Anaphase der Teilungen der Embryosackkerne noch Zellplatten angelegt werden.

Abb. 221. *Epipactis pubescens* (Willd.) A. A. Eaton. Teilungen im Embryosack. Bemerkenswert ist die Anlage der Zellplatten. Vergr. 900. (Nach Brown und Sharp 1911.)

Von Bedeutung für die Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen gegenüber den Gymnospermen ist die Erhaltung eines vielzelligen Archespors in den verschiedensten Reihen und die Entwicklung zahlreicher Embryosäcke in einem Nuzellus; hierdurch blieb den Prothallien nur die Möglichkeit in die Länge zu wachsen, es konnte nicht zur Bildung eines protoplasmatischen Wandbelages mit gleichmäßiger Kernverteilung um die zentrale Vakuole kommen, da die Prothallien zu schmal waren; infolge dessen wurde die Polarität im Embryosack festgelegt. Diese zentrale Vakuole verhinderte ferner die Entstehung einer Zellwand zwischen den beiden mittleren Kernen, wodurch die beiden freien Kerne, die Polkerne, entstanden. Die freie Zellbildung trat zuerst nur im Archegonium auf, erst später wurden auch die anderen Kerne mit Ausnahme der Polkerne in Zellen eingeschlossen. Die einzige obere Prothalliumzelle, die durch die Vakuole verhindert wurde, dem Antipodenkomplex sich anzuschließen, fand dann ihren Anschluß als zweite Synergide an den Archegoniumkomplex.

Erwähnenswert dürfte noch sein, daß wir zwar fast stets bei der Bildung der Makrosporen eine sukzedane Zellwandbildung finden; in einigen Fällen ist uns jedoch auch eine simultane Zellwandbildung bekannt, so z. B. bei *Ephedra helvetica* Mey (Sigrianski 1913) und ausnahmsweise bei *Saxifraga decipiens* × *granulata* (Schürhoff 1925), so daß also dieser letztere progressive Typus nicht auf die Mikrosporenentwicklung beschränkt ist. (Vgl. auch Abb. 208 und 209.)

Die Befruchtungserscheinungen bei den Angiospermen.

Chalazogamie und Porogamie.

Die Befruchtungserscheinungen setzen ein mit der Bestäubung der Narbe durch den reifen Pollen.

Der Pollenschlauch wächst durch den Griffelkanal, falls ein solcher vorhanden, in die Fruchtknotenhöhle hinab. In anderen Fällen dringen die Pollenschläuche in ein geschlossenes Gewebe ein, wo sie interzellular wachsen.

Selten wachsen sie in das Innere der Narbenpapillen hinein.

Die Tapetenzellen des Griffelkanals besitzen eine verschleimte Epidermis und tragen anscheinend zur Ernährung des Pollenschlauches bei.

Bei *Lilium Martagon* zeigen die Tapetenzellen, besonders in der der Narbe zunächstgelegenen Gegend, häufig amitotische Teilungen bzw. mehrere auf amitotischem Wege entstandene Kerne, bei anderen *Lilium*-Arten wurden bisher keine amitotischen Teilungen in den Tapetenzellen des Griffelkanals beobachtet (Schürhoff 1918).

Eine physiologische Besonderheit findet sich an den Griffelkanälen von *Adoxa* und *Sambucus* (Lagerberg 1909, Schürhoff 1916). Unmittelbar anschließend an die Tapetenzellen, die den Griffelkanal auskleiden, findet sich hier eine Gruppe von Sekretzellen, die sich durch ihre Größe bemerkbar machen und sich dadurch auszeichnen, daß sie regelmäßig zwei auf mitotischem Wege aus einem Mutterkern entstandene Zellkerne besitzen. Gelegentlich verschmelzen einige dieser Kerne miteinander; das Verschmelzungsprodukt ist dann durch seine Größe leicht erkennbar. Hervorzuheben ist, daß die Reste des Phragmoplasten noch lange Zeit als fädige Strukturen erkennbar sind. Die Tätigkeit dieser Drüsenzellen besteht allem Anschein nach in der Abscheidung eines den Pollenschlauch chemotaktisch reizenden oder zur Ernährung dienenden Sekretes.

Der Pollenschlauch wächst, wenn er die Fruchtknotenhöhle erreicht hat, gewöhnlich auf den Papillen dieser Höhlung weiter und wird so zur Mikropyle geleitet. In vielen Fällen bildet sich eine Vorwölbung der Zellen der Plazenta, so daß diese an die Mikropyle stoßen, in einigen Fällen bildet die Plazenta sogar einen besonderen Gewebekörper aus, den Obturator, z. B. bei den *Euphorbiaceen*; dieser vermittelt Leitung und Ernährung der Pollenschläuche und schwindet nach der Befruchtung.

Bei einer größeren Anzahl von Pflanzen wächst der Pollenschlauch nicht durch die Mikropyle in den Embryosack hinein, sondern er vermeidet den Übertritt aus dem Griffelgewebe zu der freiliegenden Mikropyle, er wächst vielmehr dauernd interzellular weiter und dringt entweder durch die Integumente zum Embryosackscheitel vor oder er wächst an der Chalaza in das innere Integument hinein und dann weiter zum Embryosackscheitel oder endlich er dringt direkt am chalazalen Teile des Embryosackes in diesen hinein. Dieses Verhalten des Pollenschlauches wird im Gegensatz zu dem Hineinwachsen in die Mikropyle, das als Porogamie bezeichnet wird, Aporogamie bzw. Chalazogamie genannt.

Derartige Fälle von Chalazogamie bzw. Aporogamie wurden z. B. von Treub (1891) bei *Casuarina*, von Nawaschin (1893) bei *Betula*, *Corylus* (1895), *Ulmus* (1898) und *Juglans* (1911), von Murbeck (1901) bei *Alchimilla* nachgewiesen. Chalazogamie kommt ferner in vielen anderen Pflanzenfamilien vor.

Bei *Ulmus* tritt nach Nawaschin (1898) der Pollenschlauch aus dem Funiculus zu den Integumenten über, durchwächst diese bis er zu dem Nuzellusscheitel gelangt

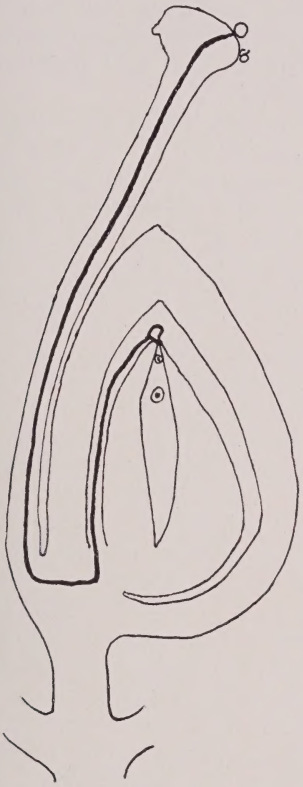


Abb. 222. *Alchimilla arvensis* (L.) Scop. Medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten und die Samenanlage. Der Verlauf des Pollenschlauches ist schematisch angegeben, und zwar durch eine dunkle im oberen Teil des Integumentes verzweigte Linie. Der untere Zweig der Gabelung gibt den gewöhnlicheren, der obere einen seltener vorkommenden Verlauf an. Vergr. 70. (Nach Murbeck 1901.)

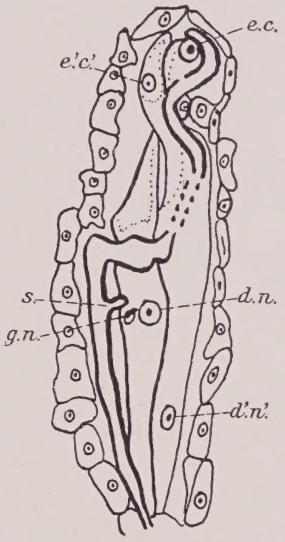


Abb. 223. Befruchtung von *Carpinus betulus*. Der von der Chalaza eindringende Pollenschlauch treibt bei s eine spornartige Erweiterung, durch die er den einen Spermakern (g.n.) entläßt, der mit dem sekundären Embyosackkern (d.n.) verschmilzt. e.c., e.'c.' = Eikerne der beiden Embryosäcke, d.n. und d.'n.' = ihre beiden sekundären Embryosackkerne. (Nach Benson, Sanday und Berridge 1906.)

und wächst dann auf die Spitze des Embryosackes zu. Gelegentlich dringt er auch durch die Chalaza vor.

Bei *Alchimilla* nimmt nach Murbeck (1901) der Pollenschlauch seinen Weg durch den Griffel, tritt dann durch den Funiculus an der Chalaza in das Integument ein, durchwächst dieses von der Chalaza- bis zur Mikropylregion und dringt hier in den Embryosack ein. Hervorzuheben ist, daß die Mikropyle ganz zugewachsen und als solche nicht zu erkennen ist.

Das Verhalten des Pollenschlauches bei *Carpinus betulus* wurde von Benson, Sanday und Berridge (1906) untersucht. Der Pollenschlauch soll aus der Chalazaregion kommend, in der Höhe der Mitte des Embryosackes einen kleinen Ast aussenden, durch welchen der eine Spermakern für den Endospermkern abgegeben wird, und dann zum oberen Ende des Embryosackes weiter wachsen, um hier den für die Eizelle bestimmten Kern ausschlüpfen zu lassen. In einem Falle wurden zwei Eizellen durch zwei Äste desselben Pollenschlauches befruchtet.

Bei den Ranunculaceae wurde Chalazogamie für *Myosurus minimus* von Mann (1892) und für *Nigella arvensis* von v. Derschau (1918) angegeben. Der letztere beobachtete eine „Befruchtung" der Antipoden, in einem Falle eine disperme, doch wurde eine Embryobildung aus den Antipoden nicht festgestellt. In diesem Fall — normale Embryonen waren verhältnismäßig wenig vorhanden, die meisten waren früh verkümmert — haben wir es aller Wahrscheinlichkeit mit einer Neuerwerbung zu tun.

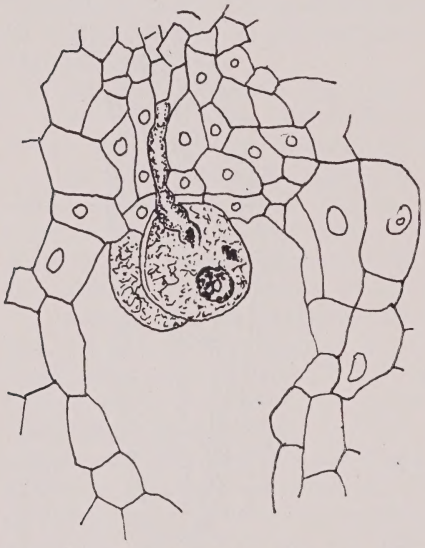


Abb. 224. *Nigella arvensis.* Disperme Befruchtung der Antipoden. Pollenschlauch der Antipode anliegend, der eine Spermakern bereits im Plasma der Antipode, während der andere sich noch im Pollenschlauch befindet.
(Nach v. Derschau 1918.)

Während nun Nawaschin die Chalazogamie für eine ursprüngliche Bildung der phylogenetisch ältesten Angiospermen hält, ist Murbeck (1901) der Ansicht, daß die Chalazogamie ein extremer Fall einer allgemeinen Erscheinung ist, dadurch gekennzeichnet, daß der Pollenschlauch während seines ganzen Verlaufes interzellular vordringt. Der interzellulare Wachstumsmodus des Pollenschlauches ist als eine physiologische Eigentümlichkeit zu bezeichnen, der, weil er bei sehr verschiedenen Pflanzenfamilien nachgewiesen, vom phylogenetischen Standpunkt keine Bedeutung beizulegen ist.

Dieser Erklärung schließen sich Lloyd (1902) und Mathewson (1906) bei ihren Untersuchungen über die Aporogamie der *Rubiacee Houstonia coerulea* an.

Gegenüber der gewöhnlichen Einteilung in Porogamie und Chalazogamie stehen Nawaschin und Finn (1913) auf dem Standpunkte, daß unter Chalazogamie nur die Fälle zu verstehen sind, in denen der Pollenschlauch wirklich an der Chalaza in den Nuzellus eintritt und an irgendeiner Stelle des Embryosackes in diesen eindringt, während die Fälle, in denen der Pollenschlauch endotrop wächst und an der Mikropyle in den Embryosack eindringt, nicht zur Chalazogamie zu rechnen seien. Insbesondere lehnen die genannten Autoren die Bezeichnung Chalazogamie für bestimmte Angiospermenfamilien (z. B. *Rosaceen*, *Cucurbitaceen*) ab. Hiergegen dürfte vor allem einzuwenden sein, daß z. B. bei *Ulmus* alle

Übergänge zwischen dem Eindringen des Pollenschlauches durch die Chalaza und durch die Integumente zu finden sind.

Bei den Fällen von Chalazogamie bzw. Aporogamie finden wir einen Verschluß der Mikropyle, der auf verschiedene Weise zustande kommen kann. Der Mikropylekanal kann bis zum Verschwinden verengert werden, wie bei *Casuarina*. In einigen Fällen verwachsen die Ränder des Integumentes so innig, daß der Kanal spurlos obliteriert und durch ein dichtes Gewebe ersetzt wird. So bei *Cannabis* und *Humulus* (Zinger 1898), *Ficus* (Treub 1902), *Dorstenia* (Modilewski 1908), *Urtica* und anderen *Urticaceen* (Modilewski 1908, Strasburger 1910), *Alchimilla* (Murbeck 1900), *Sibbaldia* (Albanese 1904), *Cynomorium* (Pirotta und Longo 1900), *Gunnera* (Schnegg 1902, Modilewski 1908), *Stackhousia* (Billings 1901).

Besondere Organe, die in die Mikropyle hineinwachsen und sie verstopfen, sind die Obturatoren bei mehreren *Euphorbiaceen* (Schweizer 1905) und bei *Wickstroemia* (Winkler 1906, Strasburger 1910). Die Obturatoren der *Rosaceen*, die Péchoutre (1902) beschrieben hat, scheinen dagegen nicht in die Mikropyle hinein, sondern ihr nur entgegen zu wachsen. Alle bisher beschriebenen Obturatoren stellen Auswüchse der Plazenta oder der Fruchtwandung dar.

Ich möchte annehmen, daß die Aporogamie eine primitive Einrichtung gegenüber der Porogamie ist. Möglicherweise hängt die Chalazogamie mit der Ausbildung der chalazalen Makrospore zusammen, denn wir wissen, daß bei *Casuarina* und *Corylus* noch jede Makrospore sich weiter entwickelt, daß aber anderseits stets der basale Embryosack durch den Pollenschlauch bei der Chalazogamie zuerst erreicht wird. Wir sehen also gerade bei *Casuarina*, daß die Unterdrückung der drei mikropylaren Makrosporen noch keineswegs sehr alt sein kann und können uns die Degeneration der mikropylaren Makrosporen durch das stetige Unterbleiben der Befruchtung erklären. Allerdings sprechen sicher auch ernährungsphysiologische Gründe mit, da wir ja auch bei den Gymnospermen die Entwicklung der basalen Makrospore durchweg vorfinden.

Anderseits ist es klar, daß bei den Angiospermen die Entwicklung der mikropylaren Makrospore eine Progression darstellt, die möglicherweise mit der Porogamie in gewisser Beziehung steht.

Daß die Aporogamie sich noch bei vielen Familien vorfindet, würde darauf hindeuten, daß alle heutigen Pflanzenfamilien sich aus chalazogamen Arten entwickelt haben. Diese vereinzelten Fälle wären demnach als Relikte aufzufassen.

Während bei *Juglans* (Nawaschin und Finn 1913) und unter den Gymnospermen bei *Gnetum* (Karsten 1893) die Pollenschläuche zum Embryosack auch dann hinwachsen, wenn derselbe zufällig desorganisiert ist, finden sich in sterilen Samenknospen der porogamen Angiospermen (z. B. bei *Oenothera Lamarckiana* nach Geerts 1909) niemals Pollenschläuche, trotzdem in fast allen fertilen Samenknospen desselben Präparates ein vordringender Schlauch zu sehen war.

Das Verhalten der Spermakerne.

Wenn der Pollenschlauch durch die Mikropyle bis zum Scheitel des Embryosackes vorgedrungen ist, tritt er für gewöhnlich in die eine Synergide

ein. Dieses wird dadurch erleichtert, daß die eine Synergide an ihrer Spitze platzt und ihren Inhalt zum Teil in den Mikropylekanal hinein ergießt. Somit bleibt nach Nawaschin (1913) an Stelle der aufgeplatzten Synergide ein halbleerer Schlauch zurück, was eine plötzliche Abnahme des bisher in diesem Raume herrschenden hydrostatischen Drucks zur Folge haben muß. Dies bewirkt nun seinerseits das Entleeren des Pollenschlauches, indem sich die Spitze desselben öffnet und der Pollenschlauchinhalt sich in unmittelbarer Nähe der aufgeplatzten Synergide ins Innere des Embryosackes ergießt. Jetzt fangen die Spermakerne an, sich aktiv zu bewegen und dringen der eine in die Eizelle, der andere in die Endospermanlage ein. Der in die Eizelle eingedrungene Spermakern legt sich dem Eikern unmittelbar an, beide Kerne platten sich an ihrer Berührungsfläche ab, im generativen Kern erscheint jetzt ein Kernkörperchen, während die Struktur dieses Kernes der eines „ruhenden" Kerns ähnlich wird; endlich verschmelzen auch die beiden Kernkörperchen. Die befruchtete Eizelle schreitet alsbald zur Teilung und bildet den Embryo. Durch die Verschmelzung des haploiden Spermakerns mit der haploiden Eizelle entsteht also wieder die diploide Generation.

Abb. 225. *Fritillaria tenella.* Scheitelpartie des Embryosacks kurz vor der Befruchtung. Ein Spermakern ist gerade in die Eizelle eingedrungen, dahinter die unveränderte Synergide, rechts die „zerstörte Synergide". Der zweite Spermakern neben dem bereits verschmolzenen Endospermkern. Vergr. 700. (Nach S. Nawaschin 1913.)

Von Ferguson wurde bei *Pinus* (1913), von Němec bei *Gagea* (1912) und von Brown bei *Peperomia* (1908) beobachtet, daß bei der Kopulation des Spermakerns mit dem Eikern ein Stückchen Zytoplasma der Eizelle zwischen den kopulierenden Kernen eingeschlossen wird. Dies Zytoplasma verschwindet aber bald wieder und wird von den Kernen anscheinend verbraucht. Es kommt diesem Zytoplasma daher keine genetische Bedeutung zu.

Viel ist darüber gestritten worden, ob bei der Befruchtung nur die Kerne miteinander verschmelzen, oder ob der männliche Kern auch männliches Plasma mitbringe. Zunächst ist zu sagen, daß bei den Teilungen des generativen Kerns meistens keine zwei generativen Zellen gebildet werden, so daß also der generative Kern kein Eigenplasma, das als Vererbungssubstanz doch genau abgeteilt sein müßte, mehr führt. In vielen Fällen ist ferner von ersten Forschern festgestellt, daß bei der Befruchtung tatsächlich nackte Kerne verschmelzen.

Bei den Angiospermen hat es den Anschein, daß nur ein nackter, zytoplasmafreier Spermakern in die Eizelle gelangt; für die Vererbung väterlicher Eigenschaften käme hiernach das Zytoplasma von vornherein

außer Betracht. Immerhin herrschen in diesem Punkte noch verschiedene Ansichten.

So fand Juel (1907) im Pollenschlauch von *Saxifraga granulata* keine Plasmahülle an den Spermakernen erkennbar, im Embryosack sieht man sie aber von einer Hülle umschlossen, die der eigene Plasmakörper der Spermazellen sein soll. Juel nimmt an, daß die veränderten osmotischen Verhältnisse, die die Spermakerne im Embryosack antreffen, gleichzeitig Vergrößerung der Kerne und die Abhebung und das Deutlichwerden der Plasmahülle veranlassen. Bei *Pirola minor* werden jedoch nach Juel völlig nackte Kerne in den Embryosack entleert.

Strasburger (1910) gibt für *Urtica dioica* mit Bestimmtheit an, daß zytoplasmafreie Kerne den Befruchtungsakt vollziehen. Auch aus den Abbildungen, die Nawaschin (1909) über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne gibt, ist klar zu sehen, daß kein Zytoplasma mit in die Eizelle eindringt. Ein weiterer Beweis ist bei solchen Pollenkörnern gegeben, wo es zur Teilung des generativen Kerns bereits vor der Keimung kommt und bei dieser Teilung die generative Zelle völlig aufgelöst wird, z. B. bei *Sagittaria* (Schürhoff 1919). Würde erbliche Substanz auch mit dem Zytoplasma übertragen, so müßte diese ebenso wie die Kerne in gleichmäßiger Weise geteilt werden, während sich in den meisten dreikernigen Pollenkörnern das zu drei Kernen gehörende Zytoplasma vermischt.

Dieselben Verhältnisse liegen natürlich vor, wenn bei der Teilung der generativen Zelle im Pollenschlauch nur die Kerne geteilt werden, während es nicht mehr zu einer Teilung des Zytoplasmas bzw. der Zelle selbst kommt.

Ganz besonders beweisend für die Übertragung erblicher Eigenschaften durch den Kern sind die Bastardendosperme, die im besonderen beim Mais erzielt werden (siehe dort).

Doch fand Wylie (1923) bei der Befruchtung von *Vallisneria spiralis*, daß beim Befruchtungsakt hier ganze Spermazellen übertragen werden; die zu den Polkernen wandernde Spermazelle gibt aber im Embryosack ihr Plasma ab und der nackte Kern vollzieht dann die Endosperm-„befruchtung". (Siehe auch das Verhalten der Spermakerne bei *Asclepias* und *Vincetoxicum*.)

Von Juel (1907) wurde, wie schon mitgeteilt, angegeben, daß die Spermakerne im Pollenschlauch von *Saxifraga granulata* kein Eigenplasma besäßen, daß aber nach dem Eintritt der Kerne in den Embryosack sich um die Kerne eine zarte Plasmaschicht erkennen ließe. Schürhoff (1925), der mehrere *Saxifraga*-Arten untersuchte, konnte die Angaben Juels nicht bestätigen und führt das Vorkommen der von Juel beobachteten Bilder auf die Verwendung des alkoholhaltigen Fixierungsmittels zurück.

Nawaschin (1911) stellte bei *Juglans* fest, daß die beiden generativen Kerne von einer gemeinsamen Plasmahülle umgeben in den Embryosack treten, um hier erst allmählich als nackte Kerne hervorzutreten und ihre Funktion bei der Befruchtung zu erfüllen. Nawaschin glaubte hieraus gleichfalls den Schluß ziehen zu dürfen, daß es sich hier um primitive Formen handle, welche den zweikernigen generativen Zellen einiger Gymnospermen entsprechen sollen. Da aber z. B. bei *Vallisneria* noch zwei freie Spermazellen, also ein primitiverer Typus, vorkommen, so können wir der Anschauung Nawaschins nicht beitreten.

Der vegetative Kern des Pollenschlauches ist nach dem Eindringen des Pollenschlauches in die Synergide nicht mehr aufzufinden; häufig finden sich im eingedrungenen Pollenschlauch unregelmäßige Körnchen vor, die vielleicht als die Reste dieses Kerns anzusprechen sind.

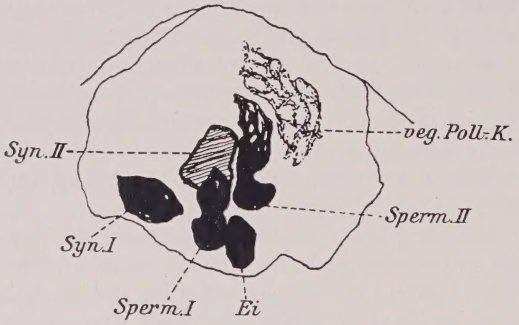


Abb. 226. *Viscum album*. Befruchtung. Vergr. 1000. (Nach Schürhoff 1922.)

Bei *Viscum album* tritt nach Schürhoff (1922) zuerst der vegetative Kern in den Pollenschlauch ein, dann folgen die beiden Spermakerne. Die letzteren lassen noch ihren gesamten Chromosomenbestand erkennen und gelangen in dieser Form in den Embryosack. Hier findet eine Kontraktion der Spermakerne statt, so daß sie sich schließlich vollkommen homogen färben. In Abb. 226 ist der erste Spermakern bereits homogen geworden, während der zweite Spermakern im oberen Teil noch die Chromosomen erkennen läßt. Beim Eintritt in den Embryosack degeneriert der vegetative Pollenkern, und zwar geht dies in der Weise vor sich, daß er ein schaumig vakuoliges Aussehen bekommt, während seine Färbbarkeit nachläßt.

Bei *Passiflora adenophylla* kommt es nach Cook (1909) sehr häufig vor, daß der Pollenschlauch bei seinem Eindringen in den Embryosack nicht platzt, sondern als unversehrter Pollenschlauch weiter wächst. Die Wachstumsfähigkeit des Pollenschlauches scheint so kräftig zu sein, daß sie zu einer vollkommenen Absorption des Eiapparates und des sonstigen Embryosackinhaltes führt. In den Fällen, wo es nicht zu einem Bersten des Pollenschlauches kommt, beginnt unmittelbar nach dem Eintritt des Pollenschlauches der Eiapparat zu desorganisieren. Der Embryosack nimmt bei weiterem Wachstum des Pollenschlauches sehr an Größe zu. Ein gleiches Verhalten des Pollenschlauches wurde von demselben Autor (1924) bei *Crotalaria* beobachtet.

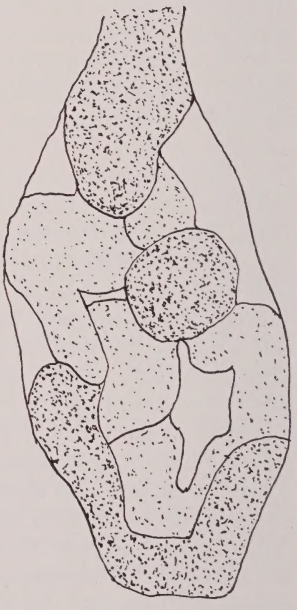


Abb. 227. *Passiflora adenophylla* Mant. Der Pollenschlauch, der sich nicht zur Entleerung der Spermakerne geöffnet hat, wächst in den Embryosack hinein und vergrößert sich außerordentlich. Der Inhalt des Embryosackes degeneriert. (Nach Cook 1909.)

Němec (1912) beobachtete bei *Gagea lutea* das Eindringen zweier generativen Kerne in die Eizelle, woran er die Möglichkeit knüpft, daß hierdurch eine Grundlage für die Entstehung neuer Rassen denkbar wäre.

Auf die von v. Derschau beobachtete disperme „Befruchtung" einer Antipode bei *Nigella arvensis* wurde bereits hingewiesen.

Nachdem ein Pollenschlauch in den Embryosack eingedrungen ist, bleibt der Zutritt für andere Pollenschläuche geschlossen.

Ausnahmsweise beobachtete J u e l (1907) bei *Saxifraga granulata*, daß noch ein zweiter Pollenschlauch seine generativen Kerne in denselben Embryosack entleert hatte. Während die mit dem ersten Pollenschlauch eingedrungenen Spermakerne in Kopulation mit dem Eikern bzw. dem sekundären Embryosackkern angetroffen wurden, lagen die beiden später eingedrungenen Spermakerne noch frei im Embryosack. Sollte in derartigen Fällen der eine Spermakern mit dem bereits befruchteten Eikern kopulieren, so wäre damit die Möglichkeit des Auftretens einer Pflanzenvarietät mit der triploiden statt der diploiden Chromosomenzahl gegeben.

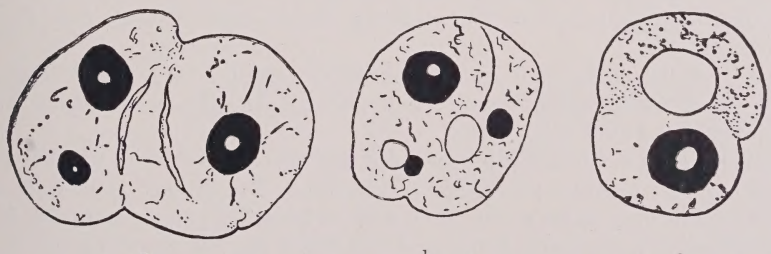
Durch nochmalige Teilung der Spermakerne im Pollenschlauch könnte ebenfalls polysperme Befruchtung erreicht werden.

Durch die Befruchtung wird einerseits die Übertragung der väterlichen Eigenschaften auf das Ei bewirkt, andernteils auch die Entwicklung der Eizelle zum Embryo angeregt. Diese Entwicklungserregung dürfte nach H a b e r l a n d (1921) durch die infolge der Verletzung der Eizelle durch den eindringenden Spermakern sich bildenden Wundhormone veranlaßt werden (?), bei apogamen Arten werden aber sicher in der Eizelle keine „Wundhormone" gebildet.

Der Eikern bei und nach der Befruchtung.

a) Das Verhalten der Kopulationskerne.

Gehen wir nunmehr über zum Verhalten der Eizelle beim normalen Befruchtungsvorgang, so ist zunächst das Eindringen des einen Spermakerns in die Eizelle festzustellen, welches nur dadurch eine befriedigende Erklärung findet, daß man den Spermakernen selbständige Bewegung zuerkennt. Mit der Klärung dieser Verhältnisse hat sich insbesondere N a w a s c h i n (1909) beschäftigt. Um in die Eizelle zu gelangen, muß der Spermakern die Hautschicht derselben, die oft als festes Häutchen erkennbar ist,



a b c

Abb. 228. *Gagea lutea*. a Kopulationskern mit zytoplasmatischen Inklusionen; b—c Kerne mit Vakuolen, die aus ersteren entstanden sind. (Nach N ě m e c.)

durchbrechen. Auf die aktive Bewegung der Spermakerne deutet auch die häufig korkzieherartig gewundene Form derselben hin.

H a b e r l a n d (1923) sieht in der Verletzung der Eizelle die eigentliche Ursache zur Anregung des Wachstums des Embryo.

Bei der Verschmelzung von Eikern und Spermakern kann gelegentlich ein Stückchen Zytoplasma zwischen den Kernen eingeschlossen und so in den Kopulationskern einbezogen werden, wie dies B r o w n (1910)

für *Peperomia sintensii* angibt. Eine wesentliche Bedeutung kommt diesem Verhalten nicht zu, da das Zytoplasma von dem Kern bald resorbiert wird.

Auch Němec (1912) gibt und zwar für *Gagea lutea* an, daß anscheinend männliches Zytoplasma in den Kopulationskernen eingeschlossen werden kann. Es wird bald völlig homogen und verschwindet bald.

Das befruchtete Ei schickt sich mehr oder weniger schnell zur Teilung an. In dem Keimkern werden die Chromosomen sichtbar, es lassen sich jedoch, soweit bisher bekannt, bei den Angiospermen in der Verteilung der Chromosomen nicht stets die Anteile des männlichen oder weiblichen Kernes erkennen, ebensowenig wie ein Zusammenfinden der homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen festzustellen ist.

Anderseits berichtet aber Nothnagel (1918), daß bei *Trillium* und *Lilium* die zwei Chromatingruppen im befruchteten Ei noch bis zur Äquatorialplatte unterscheidbar seien.

Nach Weniger (1918) macht bei *Lilium* sowohl der männliche als der weibliche Kern ein selbständiges Spirem, aus dem sich die einzelnen Chromosomen aussondern, je zwei Chromosomen der beiden Spireme paaren sich, dann erfolgt Spaltung, so daß je vierundzwanzig, zur Hälfte männliche zur andern Hälfte weibliche Chromosomen, zu einem Pol wandern.

Daß die Eizellen bei ausbleibender Befruchtung, ebenso wie die andern haploiden Elemente, die Synergiden und Antipoden, gelegentlich noch wachsen, ja die letzteren dabei oft ein Riesenwachstum annehmen können, ist eine bekannte Tatsache, die z. B. von Palm (1915) bei *Compositen* angeführt wird. Eine ganz außerordentliche Größenzunahme der Eizelle findet aber nach Tischler (1912) bei *Ficus Carica* statt. Hier wurde auch beobachtet, daß höchstwahrscheinlich einmal in der unbefruchteten Eizelle die Kerne sich vielfach zu teilen vermochten — die daneben liegenden Synergidenzellen waren dagegen degeneriert. Wenn hier eine Reduktion der Chromosomenzahl bei der Embryosackbildung wie sonst vor sich gegangen ist, was anzunehmen ist, so müßte man von dem Beginn einer generativen Parthenogenese sprechen.

Für *Oenothera Lamarckiana* gibt Haberlandt (1922) Ansätze zur parthenogenetischen Entwicklung nach Quetschung der Fruchtknoten an.

Bisher ist außerdem nur die Angabe Shibatas (1902) bekannt, daß bei *Monotropa uniflora* der haploide Eikern sich in einzelnen Fällen weiter teilen kann.

Rutgers (1923) gibt an, die Embryoentwicklung von *Moringa oleifera* Lam. beginne mit freier Kernteilung. Der Eikern teile sich, ohne Zellwandbildung, dann sollen noch drei weitere Teilungsschritte des Kerns erfolgen ohne Zellwandbildung, und erst wenn der Embryo sechzehn Kerne enthalte, erfolge die Zellwandbildung. Diese Tatsache (Proembryobildung!) würde bei den Angiospermen ganz vereinzelt dastehen, sie erklärt sich wohl durch die mangelhafte Fixierung (Alkoholmaterial). Um den Vorgang überhaupt glaubhaft zu machen, hätte auf den Vorgang der Kernteilung (synchrom?) und den Modus der später einsetzen sollenden Zellwandbildung (Phragmoplasten) näher eingegangen werden müssen. Wir können daher über diese Angabe wohl glatt hinweggehen.

Aus der Keimzelle geht nunmehr eine Zellreihe, der Vorkeim, hervor, welcher aus seiner Gipfelzelle die Hauptmasse des Embryo entwickelt. Der Rest des Vorkeims bildet den Embryoträger oder Suspensor.

Die weitere Entwicklung des Embryos zeigt keine zytologischen Eigentümlichkeiten.

b) Der Suspensor.

Der Embryoträger ist z. B. bei den *Helobiae* auf eine enorm große Zelle mit riesigem Kern beschränkt. Augenscheinlich fungiert diese Zelle als Embryonalhaustorium.

Eine ganz außerordentliche Ausbildung des Embryonalhaustoriums finden wir bei den *Podostemonaceen*. Hier scheidet die befruchtete Eizelle nach unten eine Zelle ab, aus der durch weitere Teilungen Embryoträger und Embryokugel entstehen. Die obere Zelle wird durch eine Kernteilung zweikernig und entsendet Fortsätze in den Funiculus und in das äußere Integument.

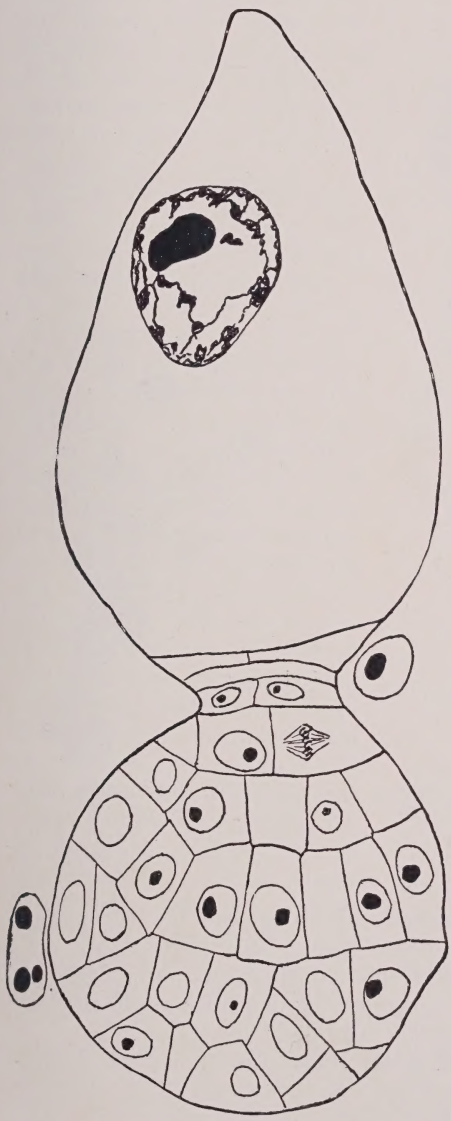


Abb. 229. *Ottelia lancifolia*. Embryo mit mächtig entwickeltem Suspensor, außerhalb zwei Endospermkerne gelagert. (Nach Palm.)

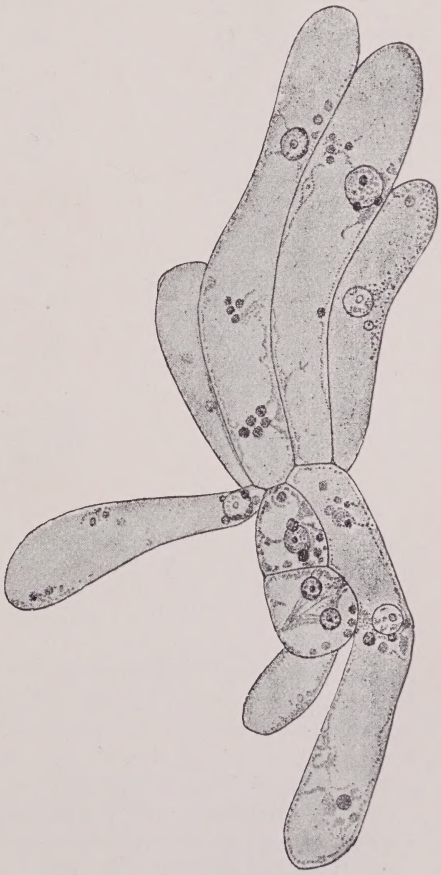


Abb. 230. *Stanhopea oculata*. Embryo mit Suspensorschläuchen. Entwicklung noch nicht vollendet. Vergr. 400. (Nach Treub.)

Daß der Embryo während seiner Entstehung Haustorien in die Mutterpflanze entsendet, kommt ferner noch bei *Tropaeolum* vor, bei der lange, vielzellige Haustorien den Fruchtknoten durchziehen.

In den merkwürdigen Suspensorfortsätzen von *Tropaeolum majus* beobachtete Wóycicki (1907), daß die Kerne sogenannte „Chromatinballungen" aufwiesen, wie dies z. B. von Rosenberg bei *Drosera*, von Magnus bei *Neottia* und von Shibata bei *Podocarpus* und *Psilotum* beschrieben ist. Gleichzeitig mit dieser Hyperchromatie tritt eine

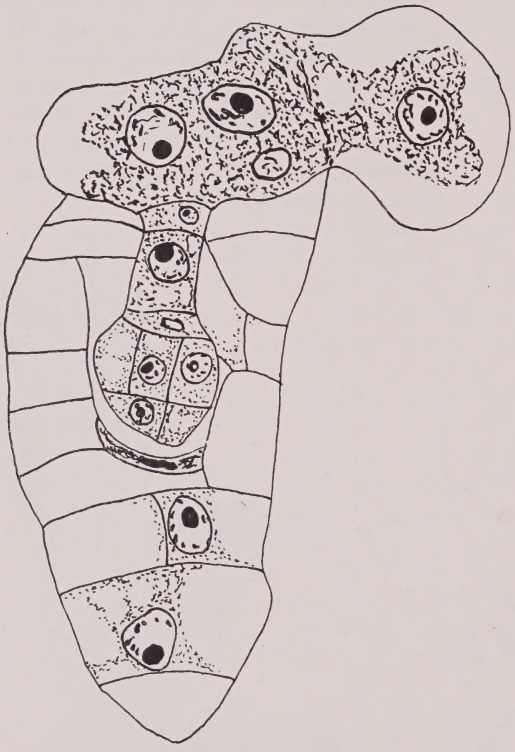


Abb. 231. *Hydrostachys imbricatus*. Junges Endosperm und Embryo. Die basale Suspensorzelle hat ein Haustorium gebildet. (Nach Palm 1915.)

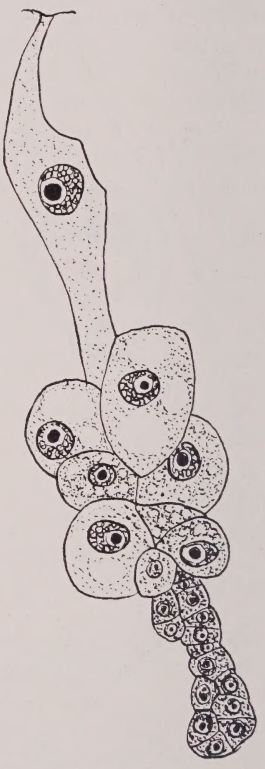


Abb. 232. *Vaillantia hispida*. Suspensorhaustorium und Embryo. Vergr. 472. (Nach Lloyd 1902.)

außerordentliche Vergrößerung der Kerne auf, wobei die Konturen der Kerne lappig werden. Da die Aufgabe dieser Zellen darin besteht, aus der stärkehaltigen Schicht der Samenschale Kohlehydrate direkt aufzunehmen, so handelt es sich wiederum um eine Vergrößerung der Kernoberfläche bei sehr gesteigerter ernährungsphysiologischer Tätigkeit des Kerns.

Eine Ausbildung der Suspensorzellen als Haustorien finden wir ferner bei *Orchideen*, *Cruciferen*, *Hydrostachydaceen*, *Saxifragaceen*, den *Geraniaceen*, *Oxalidaceen*, *Linaceen* usw.

Ganz besonders eigenartige Suspensorhaustorien finden wir auch bei den *Rubiaceae* ausgebildet. Während wir bei den meisten unitegminaten, tenuinuzellaten Sympetalen mikropylare und chalazale Endospermhaus-

torien vorfinden, besitzen die *Rubiaceen* und die *Compositen* ein Antipodenhaustorium und die ersteren ein Suspensor-, die zweiten gelegentlich ein Synergidenhaustorium. Bei beiden Familien, die sich, bei den *Compositen* wenigstens zum großen Teil, bei den *Rubiaceen* stets durch ein vielzelliges Archespor auszeichnen, ist das Endosperm mehr oder weniger in der Entwicklung vom zellulären zum nukleären begriffen. Wir sehen also, daß bei diesen sicher nahe verwandten Familien sich eine Anzahl gleicher Tendenzen erkennen lassen, die sonst unter den Sympetalen nicht auftreten.

Eine besondere Ausbildung zeigt der Embryoträger bei den *Papilionaceen*. Nach den Beobachtungen von Hegelmaier (1880) bei *Orobus niger* und *O. vernus* teilt sich der Keimkern und bildet zwei Zellen. Die eine hiervon wird alsbald der Länge nach, parallel zur Mediane des Embryosackes, geteilt und liefert das obere Stockwerk des Trägers, die andere Zelle erzeugt sowohl das untere Stockwerk des Keimträgers als auch den Keimanfang. Das untere Stockwerk des Trägers wird ebenso wie das obere der Länge nach durch eine Scheidewand halbiert. Die Zellenpaare des oberen und des unteren Stockwerkes kreuzen sich miteinander. Jede Zelle führt zunächst einen Kern. Um die Zeit ungefähr, wo das untere Stockwerk sich der Länge nach teilt, pflegen die Zellkerne des oberen, schlauchförmig sich dehnenden Stockwerkes sich zu verdoppeln. Mit der fortwährenden Verlängerung der Schläuche wiederholen sich die Kernteilungen, ohne von Scheidewänden begleitet zu sein. Erst wenn die oberen Schläuche etwa sechzehn Zellkerne führen, beginnen auch in den Zellen des unteren Paares Kernteilungen.

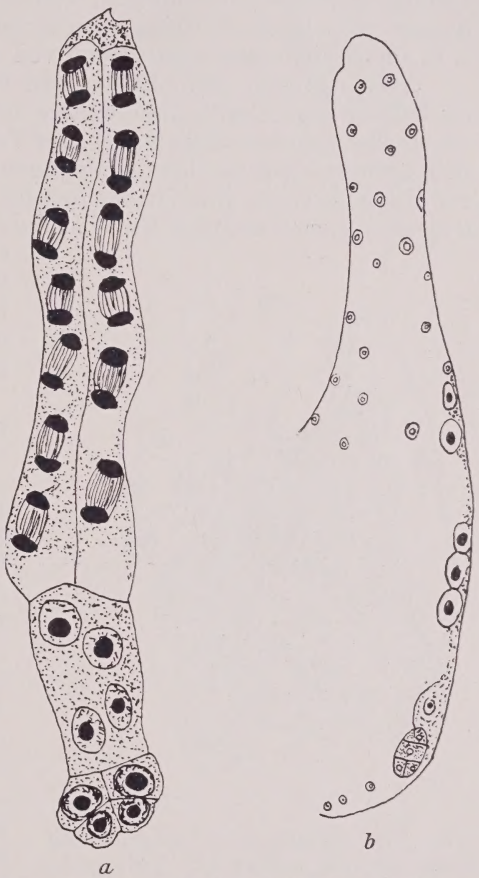


Abb. 233. a *Orobus vernus*. Junger Suspensor mit Keimanfang. Die Kerne des organisch unteren Paares der Suspensorzellen (in der Figur die oberen) in Teilung. Die Suspensorzellen sind vielkernig. Vergr. 540. b *Lupinus Barkeri*. Der Suspensor zu einer bedeutenden Länge entwickelt; die einzelnen Zellen voneinander getrennt, unten in der Figur der Keim. Vergr. 170. (Nach Strasburger 1880.)

In älteren Suspensorzellen tritt Degeneration der Zellkerne nach vorheriger Fragmentation ein (Strasburger 1880).

c) Ovogene Polyembryonie.

In vielen Fällen kommt es bei dem Wachstum der Keimanlage zu einer Teilung des Vegetationspunktes, wodurch eine mehr oder weniger große Anzahl von einzelnen Keimen hervorgerufen wird. Derartige Fälle sind, z. B. für *Erythronium americanum*, von Jeffrey (1895) beschrieben.

Auch dadurch, daß sich aus den ersten basalen Teilungsprodukten der befruchteten Eizelle durch weitere unregelmäßig verlaufende Teilungen ein regellos gebauter Zellkomplex, der Vorkeimträger, entwickelt, aus dem sich mehrere Vorkeime bzw. Embryonen differenzieren können, kommt es zur Polyembryonie. Dies ist der Fall bei verschiedenen Arten von *Vincetoxicum* (*Cynanchum*) nach Seefeldner (1912) und Guignard (1922). Chaveaud (1892) glaubte früher die Bildung mehrerer Embryonen bei *Cynanchum* auf die Entwicklung von Synergiden zu Embryonen zurückführen zu müssen.

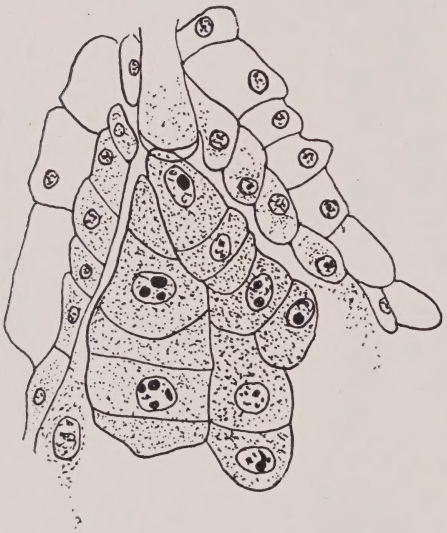


Abb. 234. *Erythronium americanum*. Polyembryonie infolge von Teilung des Vegetationspunktes. Vergr. 250. (Nach Jeffrey 1895.)

Ovogene Polyembryonie kann ferner dadurch entstehen, daß in einem Nuzellus zwei Embryosäcke oder zwei Nuzelli mit je einem Embryosack ausgebildet werden. Besonders findet sich dies bei den *Orchidaceen*. Schon Schleiden (1837) beobachtete diesen Fall der Polyembryonie und zwar bei *Orchis latifolia*; in einem Fall lag der zweite Embryo zwischen dem inneren und äußeren Integument. („Gleichsam eine graviditas extrauterina!" wie Schleiden hierzu bemerkt.)

Strasburger (1878) fand derartige Fälle von Polyembryonie bei *Cypripedilum calceolus* und *Gymnadenia conopea*. Letztere Pflanze ist für die Lebendbeobachtung besonders geeignet, weil sie völlig durchsichtige Samenanlagen besitzt. In einem ganzen Fruchtknoten fand sich manchmal nicht ein einziger zweikeimiger Samen, manchmal einer, höchst selten deren zwei; mehr als zwei wurden in keinem Falle aufgefunden. Strasburger bildet einen ähnlichen Fall wie Schleiden ab, wo nämlich zwei Keimanlagen von besonderen inneren Integumenten umgeben sich innerhalb eines gemeinsamen äußeren Integumentes befinden.

Tischler (1903) beobachtete dasselbe bei einem *Ribes*-Bastard und Dahlgren (1916) bei *Lysimachia thyrsiflora*.

Für *Platanthera chlorantha* gibt Afzelius (1922) ebenfalls das häufige Vorkommen von zwei Nuzelli mit je einem inneren Integument an, die von einem äußeren Integument eingeschlossen sind. Beide Nuzelli führen reife Embryosäcke und können daher Polyembryonie veranlassen.

Evans (1919) fand bei *Pentastemon secundiflorus* Benth. mehrere Fälle, in denen zwei Samenanlagen verschmolzen waren. Das Vorhandensein von zwei Mikropylen und zwischen den Embryosäcken liegendem

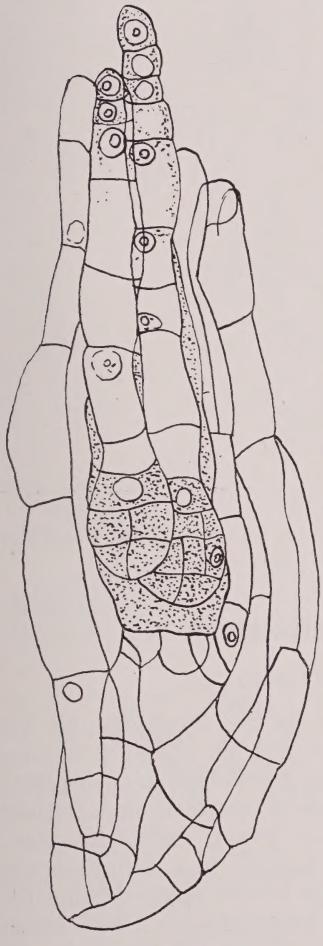


Abb. 235. *Gymnadenia conopea.* Polyembryonie. Samenanlage mit zwei Embryonen, die aus je einem Embryosack entstanden sind. Vergr. 240. (Nach Strasburger 1878.)

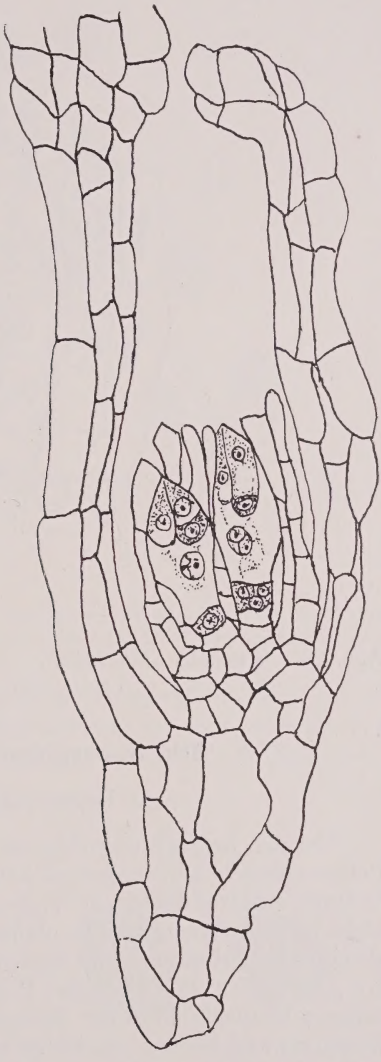


Abb. 236. *Platanthera chlorantha.* Zwei Nuzelli mit je einem inneren Integument, aber von einem gemeinsamen äußeren Integument umschlossen. Vergr. 300. (Nach Afzelius 1922.)

Integumentgewebe zeigen dies an. In einem Falle waren zwei reife Embryosäcke vorhanden. Hieraus kann, wie in den obigen Fällen „falsche" Polyembryonie entstehen.

Von Täckholm (1915) wird auch bei *Fuchsia „Marinka"* das Vorkommen von Archesporzellen außerhalb des Nuzellusgewebes, und zwar im Leitgewebe des Funiculus beschrieben, wodurch ebenfalls Polyembryonie hervorgerufen werden kann.

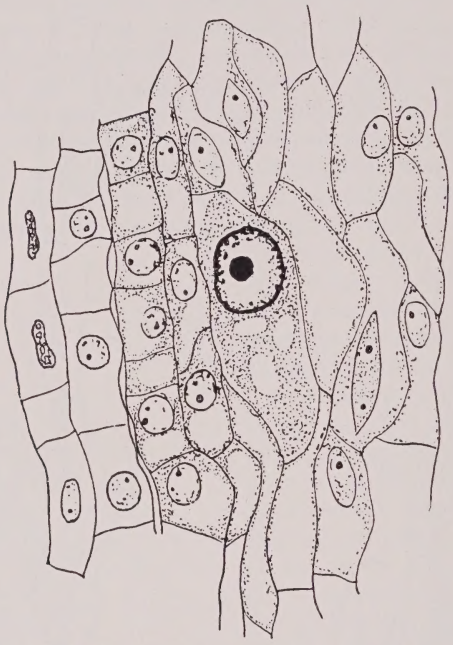


Abb. 237. *Fuchsia „Marinka"*. „Archesporzelle" im Leitgewebe des Funikulus. Vergr. 630. (Nach Täckholm.)

Die Synergiden bei der Befruchtung.

a) Degeneration der Synergiden.

Bei der Befruchtung degeneriert meistens die eine Synergide, die den Pollenschlauch aufgenommen hat, sofort, während die andere noch eine Zeitlang erhalten bleibt. In vielen Fällen dringt der Pollenschlauch jedoch nicht in eine Synergide ein, dann bleiben beide Synergiden eine Zeitlang gleichmäßig erhalten. Dies finden wir z. B. bei *Adoxa moschatelina* nach Lagerberg (1909). Der Pollenschlauch kriecht hier zwischen den äußeren Hautschichten der Synergiden und der Eizelle sowie der inneren Nuzelluswand hervor; nachdem er diese Strecke zurückgelegt hat, bricht er durch das Hautplasma der Endospermzelle und wächst dann, sich der Unterseite der Eizelle dicht anschmiegend, bis an die frei hineinragende Spitze derselben, wo sich der Eikern befindet, vor.

Auch bei *Silphium* bleiben, wie Merrell (1900) berichtet, beide Synergiden bei der Befruchtung intakt.

b) Synergidenembryonen.

Eine der beiden Synergiden ist bei einigen Pflanzen befruchtungsfähig, z. B. bei *Gastrodia* (Kusano 1915), *Najas* (Guignard 1901), *Allium*

(Tretjakow 1895, Hegelmaier 1897), *Trillium* (Ernst 1902), *Lilium* (Overton 1891), *Iris* (Dodel 1891), *Aconitum* (Osterwalder 1898), *Delphinium* (Persidsky 1914), *Glaucium luteum* (Hegelmaier 1878), *Schrankia uncinata* (Guignard 1881).

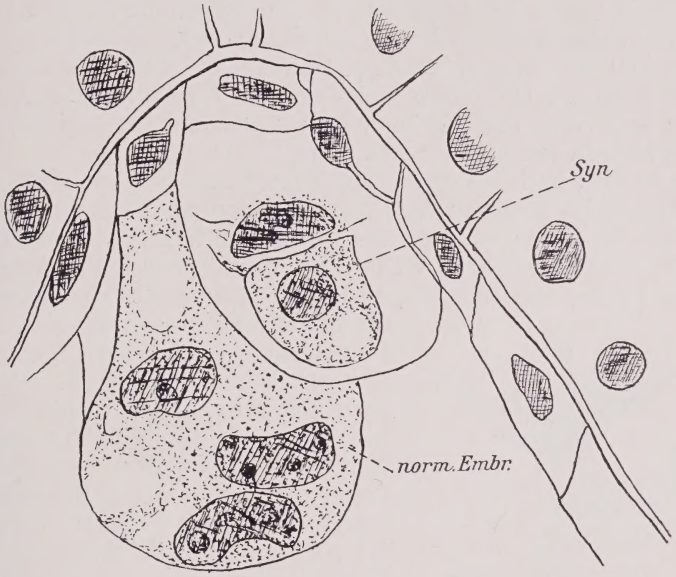


Abb. 238. *Lilium Martagon.* Neben dem normalen Embryo hat sich auch eine Synergide zum Embryo entwickelt. Vergr. 680. (Nach Overton 1891.)

In manchen derartigen Fällen deutet die Synergide bereits vor der Befruchtung an, aber auch nach der Befruchtung ist dies auch noch zu erkennen, daß sie den spezialisierten Charakter als Synergide aufgegeben

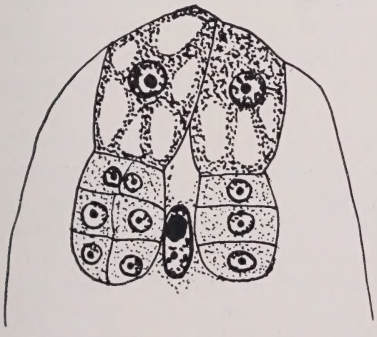


Abb. 239. *Najas major.* Entwicklung der Eizelle und einer Synergide zum Embryo. (Nach Guignard 1901.)

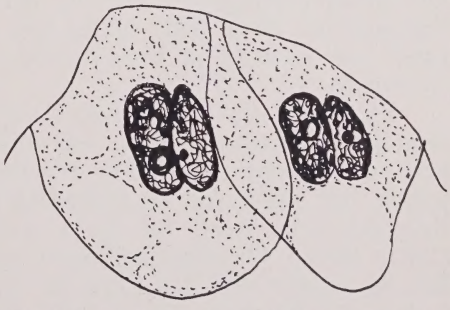


Abb. 240. *Trillium grandiflorum.* Befruchtung von Eizelle und ähnlich ausgebildeter Synergide. Vergr. 750. (Nach Ernst 1902.)

hat und der Eizelle auch morphologisch mehr oder weniger ähnlich geworden ist. So schreibt Ernst (1902), daß bei *Trillium* die eine der beiden Synergiden eine der Eizelle ähnliche Ausbildung gezeigt habe. Ein ganz

typischer Fall einer solchen Umwandlung der einen Synergide wurde von Persidsky (1914) bei *Delphinium elatum* beschrieben.

Osterwalder (1898) äußert sich über *Aconitum napellus* L. folgendermaßen: „In einem meiner Präparate kann man die Beobachtung machen, daß die beiden Synergiden in ihrer Entwicklung Eicharakter angenommen haben. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Gehilfinnen befindet sich in diesem Fall das Protoplasma mit dem Kern im vorderen Teil der Synergidenzellen, während die Vakuolen nach hinten zu liegen kommen. Da unterscheidet sich die Eizelle nur durch größeres Volumen und einen etwas größeren Kern von den Synergiden, welcher Unterschied kein wesentlicher sein kann."

Wir werden noch bei apogamen Embryosäcken sehen, daß eine der beiden Synergiden häufig zu einer anderen Zellgruppe, in erster Linie natürlich zu den Polkernen wandert, wie wir dies auch schon bei der Embryosackbildung der *Orchidaceen* vielfach beobachtet haben. Einen derartigen Fall einer Synergidenwanderung gibt Opperman (1904) an, wenn auch die betreffende Autorin die richtige Deutung nicht gefunden hat. Wir erkennen hier am Mikropylarende die Reste einer Synergide sowie den befruchteten Eikern, ferner sind die zwei Polkerne und neben dem unteren die zweite Synergide in Kopulation mit dem zweiten Spermakern zu sehen. Die zwei Polkerne werden von Opperman als Endospermkerne und die mit dem Spermakern kopulierende Synergide als zweite Eizelle angesehen. An dem Chalazaende liegen jedoch drei mehrkernige Antipodenzellen, woraus hervorgeht, daß der Embryosack normal angelegt ist.

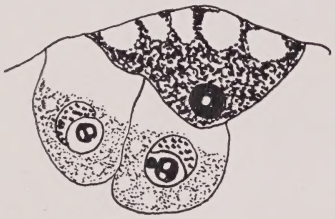


Abb. 241. *Delphinium elatum.* Anormaler Embryosack mit zwei Eizellen und einer Synergide. Befruchtung der beiden Eizellen und Degeneration der Synergide. (Nach Persidsky 1914.)

In einigen vierkernigen Embryosäcken, z. B. *Cypripedilum* und *Gastrodia* verschmilzt zuerst der Kern der einen Synergide mit dem nur einzig vorhandenen Polkern, darauf folgt die Kopulation mit dem Spermakern; diese Fälle bilden nun den Übergang von der „Befruchtung" des sekundären Embryosackkerns zu der Befruchtung der einen Synergide.

Eigenartig ist das Verhalten der nicht durch den Pollenschlauch zerstörten zweiten Synergide von *Allium odorum.* Diese vergrößert sich nach der Befruchtung außerordentlich. Ganz besonders auffällig ist jedoch der Kern, der oft wesentlich größer wird, als zuerst die ganze Synergidenzelle war. Im Kern treten dann nach Schürhoff (1923) starke Chromatinballungen auf, so daß es fast den Anschein hat, als würde sich der Kern zu einer Teilung vorbereiten. Dies Verhalten des Kerns deutet an, daß die Zelle eine lebhafte ernährungsphysiologische Rolle spielt, die nur darin zu sehen ist, daß sie dem anliegenden Embryo Nahrungsstoffe zuführt. Da die Entwicklung des Endosperms erst einsetzt, nachdem der Embryo bereits eine Anzahl Zellteilungen ausgeführt hat, übernimmt also die Synergide vorübergehend die Funktionen des Endosperms. Sie ist daher als Synergidenhaustorium anzusprechen.

Weitere Synergidenhaustorien finden wir bei den *Compositen*, auf welche wir im Abschnitt Endosperm noch zu sprechen kommen.

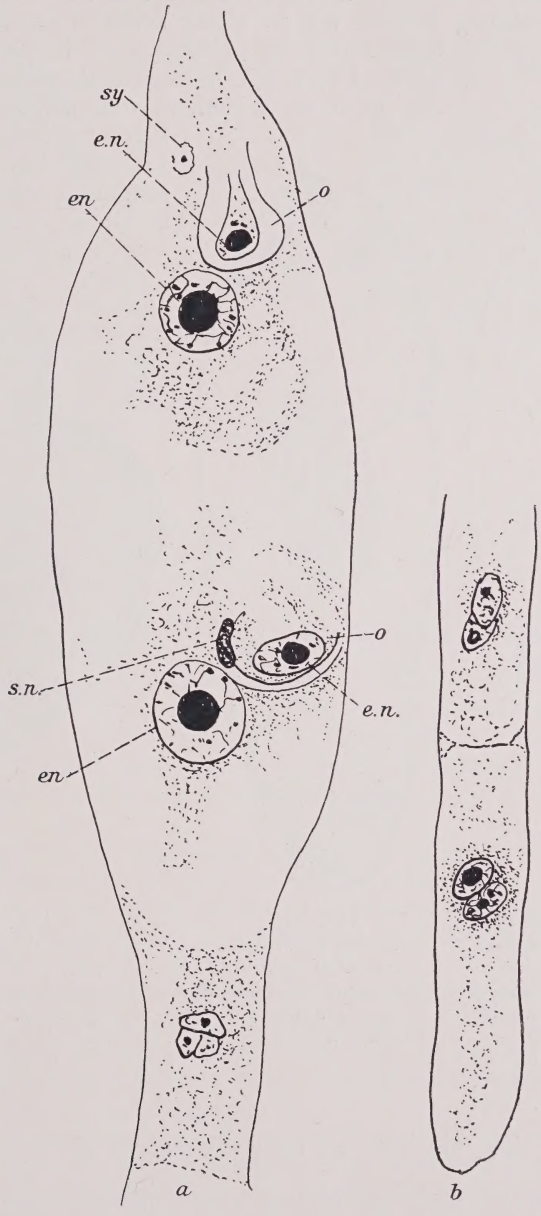


Abb. 242. *Aster undulatus.* Anormaler reifer Embryosack mit einem zweiten Endospermkern und einem zweiten Eikern (?) am Antipodenende. Die Eizelle (?) wird gerade durch einen Spermakern befruchtet. (Nach meiner Auffassung handelt es sich um eine beweglich gewordene Synergide.) Vergr. 600.
(Nach Opperman 1904.)

Der Endospermkern bei der Befruchtung.

Das Verhalten des sekundären Embryosackkerns bei der Befruchtung können wir an dieser Stelle übergehen, da es in dem Abschnitt „Endosperm“ besprochen werden wird. Unter den Befruchtungserscheinungen wäre nur noch zu bemerken, daß der zweite Spermakern regelmäßig in dem Plasmabande, welches von unterhalb der Eizelle bis zu dem sekundären Embryosackkern sich hinzieht, zu dem sekundären Embryosackkern hinwandert.

Abb. 243. *Lilium speciosum.* Embryosack zur Zeit der Befruchtung. Das Ei ist bereits befruchtet; der zweite Spermakern auf dem Wege zu dem oberen Polkern. Vergr. etwa 120. (Nach Koernicke.)

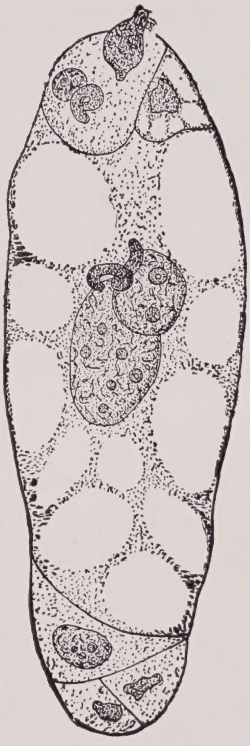


Abb. 244. *Lilium Martagon.* Doppelbefruchtung. Die männlichen Kerne schraubenförmig. (Nach Guignard.)

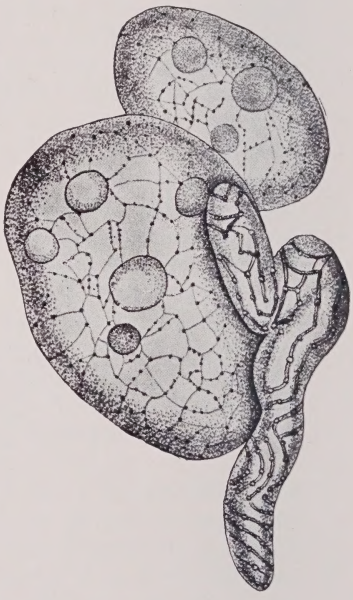


Abb. 245. *Lilium auratum.* ♂ Kern in Kontakt mit den beiden „Polkernen“ des Embryosacks. Vergr. 1260. (Nach Blackman und Welsford.)

Anzufügen ist noch die bereits mitgeteilte Beobachtung, daß bei *Vallisneria spiralis*, wo intakte Spermazellen in den Embryosack eintreten, der zweite Spermakern frei wird und als nackter Kern die Kopulation mit dem sekundären Embryosackkern vollzieht.

In sehr vielen Fällen findet im reifen Embryosack keine Kopulation der Polkerne statt; dann treten entweder beide Polkerne gleichzeitig mit dem

zweiten Spermakern zusammen, oder der Spermakern verschmilzt zuerst mit einem der beiden Polkerne, worauf dann der zweite Polkern ebenfalls zur Fusion schreitet.

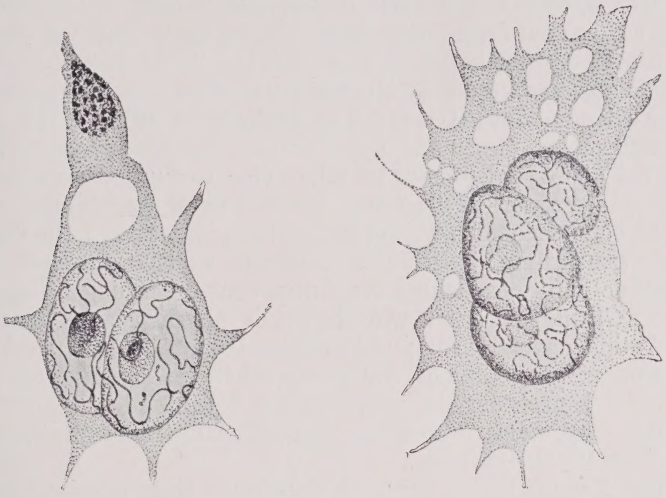


Abb. 246. *Paris quadrifolia*. „Polkernbefruchtung". a die beiden Polkerne im „Spirem", der ♂ Kern noch etwas von ihnen entfernt; b die beiden Polkerne mit dem inzwischen größer gewordenen ♂ Kern in engem Kontakt, kurz vor der Verschmelzung. Alle drei Kerne im Spirem. Vergr. 750. (Nach E. Ernst.)

Das Verhalten der Antipoden bei und nach der Befruchtung.

Die Antipoden zeigen ein sehr verschiedenartiges Verhalten bei und nach dem Befruchtungsvorgang. Als das ursprüngliche Verhalten ist jedenfalls anzusehen, daß sie bis zum Befruchtungsvorgang in normaler Größe und in Dreizahl vorhanden sind, um dann allmählich zu degenerieren. Sie geben dann ihr Material an das Endosperm ab, welches es wiederum dem Embryo zuführt.

Als abgeleitet ist anzusehen, wenn die Antipoden bereits im reifen Embryosack degenerieren, wie wir es in sehr vielen Fällen finden; dies Verhalten wurde schon bei der Embryosackentwicklung beschrieben. Es entsteht dann häufig aus dem achtkernigen Embryosack sekundär ein fünfkerniger.

Als bemerkenswerte Progression ist eine vor oder nach der Befruchtung stattfindende Vermehrung der Antipoden zu bewerten. Diese kann sich äußern in einer Vermehrung der Kerne oder in einer Vermehrung der Antipodenzellen oder endlich in einem Kombinationsvorgang, der Bildung zahlreicher, vielkerniger Antipodenzellen.

Die Antipoden haben, wenn sich ihre Kerne oder Zellen vor oder nach der Befruchtung vermehren, bemerkenswerte nutritive Aufgaben zu erfüllen und können als Antipodenhaustorien angesprochen werden.

Die Vermehrung der Antipoden gibt für manche Familien ein gutes systematisches Kennzeichen ab, und es ist bemerkenswert, daß sie, da sie dieselbe Funktion besitzen wie ein chalazales Endospermhaustorium oder ein Basalapparat, niemals mit diesen haustorialen Bildungen vergesellschaftet sind.

Sehr interessant verhält sich z. B. in dieser Beziehung die Reihe der *Pandanales*. Bei den *Typhaceae* findet nach Schönebeck (1924) eine Vermehrung der Antipoden erst statt, wenn sich der Endospermkern bereits mehrere Male geteilt hat, bei den *Sparganiaceae* fängt die Antipodenvermehrung bis zu hundertfünfzig Antipodenzellen bereits vor der ersten Teilung des Endospermkerns an (Campbell 1899, Schürhoff 1920), bei den *Pandanaceae* werden bereits vor der Befruchtung bis vierundsechzig Antipodenzellen gebildet (Campbel 1908, 1909, 1910, 1911).

Wir müssen von diesen drei Typen den der *Pandanaceae* als den älteren ansehen, bei den *Sparganiaceae* ist schon eine Reduktion eingetreten und bei den *Typhaceae* werden die Antipoden erst dann ausgebildet, wenn das Endosperm bereits ziemlich weit entwickelt ist, im letzten Falle kommt die Antipodenvermehrung gewissermaßen bereits zu spät und ein nächster Schritt würde dann das Fehlen der Antipodenvermehrung bringen.

Bei den *Glumifloren* sehen wir sehr gut die physiologische Gleichwertigkeit der Antipodenvermehrung und des Basalapparates. Während nämlich bei den *Gramineae* zahlreiche Antipoden schon im Embryosack angelegt werden, die sich nach der Befruchtung noch bedeutend vermehren, finden wir bei den *Cyperaceae* drei kleine Antipoden und gleichzeitig die Ausbildung eines Basalapparates.

Bei den *Ranales* finden wir die Entwicklung eines Basalapparates, bei den *Nymphaeaceae* und *Ceratophyllaceae*, während die *Ranunculaceae* riesige Antipoden mit häufiger Kern- und Zellvermehrung besitzen.

Bemerkenswert dürfte sein, daß Antipodenvermehrung fast nur bei nuklearer Endospermbildung vorkommt, anscheinend hat sich bei zellularer Endospermbildung die Entwicklung von Endospermhaustorien zweckmäßiger erwiesen, oder sie ist phylogenetisch früher aufgetreten. Bei den *Compositen* finden wir allerdings häufig zellulares Endosperm und Antipodenvermehrung.

Bei den *Liliaceen* finden wir eine sehr frühzeitige Degeneration der Antipoden. Vielleicht zeigt der von Seelieb (1924) bei *Tofieldia calyculata* aufgefundene Basalapparat an, daß die *Liliaceae* ebenso wie heute noch die *Juncaceae* einen Basalapparat besessen haben.

Jedenfalls bedeutet die Antipodenvermehrung systematisch ein ebenso wertvolles Kennzeichen, wie die Endospermhaustorien und der Basalapparat.

Von v. Derschau (1918) wurde, wie schon erwähnt, bei *Nigella arvensis* das Eindringen des Pollenschlauches von der Chalaza aus in den Embryosack beobachtet. Hier wurden die generativen Kerne in eine Antipodenzelle entleert, was v. Derschau als disperme Befruchtung bezeichnet. Zu einer Weiterentwicklung der triploid gewordenen Antipode kam es jedoch nicht.

Embryobildung ohne Befruchtung.

a) Nuzellarembryonie.

Die Befruchtung ist bei den Pflanzen von vielen günstigen Umständen abhängig, so daß oft nur ein geringer Teil der befruchtungsreifen Eizellen zum Embryo wird.

Nun findet man in der Pflanzenwelt verschiedene Methoden ausgebildet, um trotz Ausbleibens der Befruchtung doch zu einem keimfähigen Samen zu gelangen.

Es handelt sich also in den jetzt zur Besprechung gelangenden Fällen um die Entwicklung eines keimfähigen Samens ohne Befruchtung.

Dieser Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen ungeschlechtlichen Vermehrungsprozeß wird von Winkler (1908) als Apomixis im Gegensatz zur normalen Befruchtung, die er Amphimixis nennt, bezeichnet.

Wir haben nun zu unterscheiden, ob der ungeschlechtlich entstandene Embryo aus den Zellen des Embryosackes hervorgeht, oder ob er sich durch Sprossung aus dem Nuzellargewebe entwickelt. Der letztere Fall ist als Adventivembryobildung durch Nuzellarsprossung zu bezeichnen.

Abb. 247. *Funkia ovata.* Polyembryonie infolge von Adventivkeimbildung. Vergr. 240. (Nach Strasburger.)

Geht der Embryo aus den Zellen des Embryosackes auf ungeschlechtlichem Wege hervor, so nennt dies Strasburger Apogamie, d. h. als Geschlechtsverlust. Winkler macht hier insofern einen Unterschied, als er die Entwicklung der Eizelle als Parthenogenesis, die Entwicklung anderer Zellen des Embryosackes als Apogamie bezeichnet.

Eine wirkliche Parthenogenese im Sinne Strasburgers bzw. generative Parthenogenese nach Winkler ist bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Nur die Angabe Shibatas (1902), daß er bei *Monotropa uniflora* in einzelnen Fällen die Zweiteilung der unbefruchteten vergrößerten Eizelle beobachtet habe, und die Beobachtung von Tischler (1912) bei *Ficus carica*, wo einmal in der unbefruchteten Eizelle die Kerne sich vielfach zu teilen vermochten, und endlich die Befunde von Haberlandt bei *Oenothera Lamarckiana* gehören hierher. Aber auch in diesen Fällen ist es nicht völlig sicher, daß es sich um einen haploiden Eikern gehandelt hat.

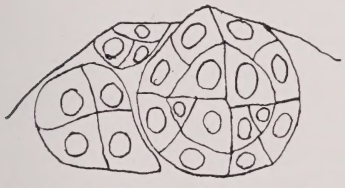


Abb. 248. *Eriocaulon septangulare.* Polyembryonie; es entwickeln sich drei Embryonen. (Nach Smith.)

Bei der Entwicklung von Adventivkeimen durch Nuzellussprossungen entstehen gleichzeitig fast stets mehrere Keime, so daß es sich gleichzeitig um Polyembryonie handelt. Derartige Fälle sind sehr zahlreich und wurden besonders von Strasburger (1878) genauer untersucht.

Entweder sprossen die Adventivkeime aus einem dem Scheitel des Nuzellus zugehörigen Gewebepolster, z. B. bei *Nothoscordum fragrans*, *Funkia ovata*, *Eriocaulon septangulare* (Smith 1910), *Spathiphyllum Patinii* (Schürhoff und Jüssen 1925) oder sie können selbst in größerer Entfernung von dem Embryosackscheitel an den Seiten des Embryosackes angetroffen werden.

Bei *Funkia ovata* (= *Hosta coerulea*) ist nach Strasburger (1878) der Embryosack normal entwickelt, der Eiapparat ist ebenfalls völlig ausgebildet. Um den Scheitel des Embryosackes ist der Nuzellus nur eine Zellage stark. Die Befruchtung zeigt ebenfalls keine Abweichungen. Doch kurz nach der Befruchtung beginnen sich die Zellen des Nuzellus am Scheitel des Embryosackes zu teilen und wachsen in den Embryosack hinein, indem sie die Membran des Embryosackes vor sich herschieben. Die Synergiden und die befruchtete Eizelle verkümmern, allmählich bildet

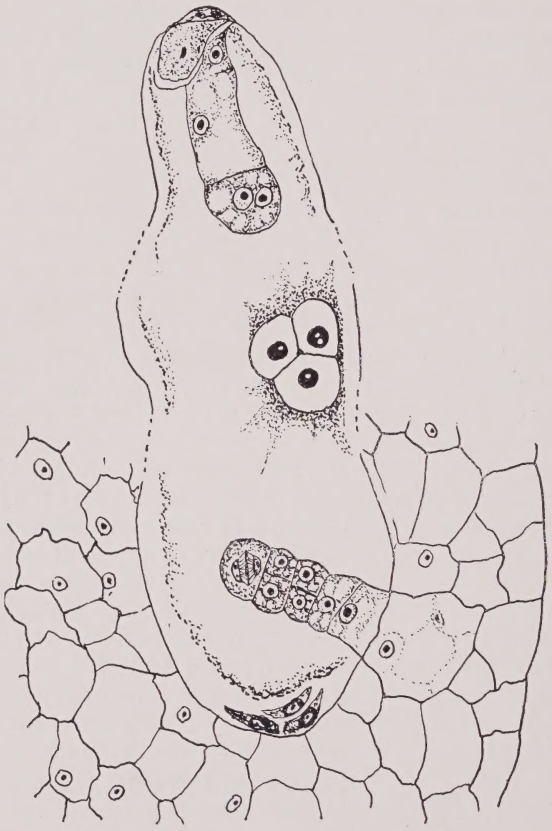


Abb. 249. *Alchimilla pastoralis* Bus. Im oberen Teil des Embryosackes ein vierzelliger Embryo und eine der beiden Synergiden. in der Mitte Kopulation der beiden Polkerne mit dem zweiten Synergidenkern. Unten rechts Adventivembryo durch Sprossung aus dem Nuzellargewebe entstanden. Zu unterst die drei Antipoden. Vergr. 290. (Nach Murbeck 1902.)

sich ein Endosperm aus, und die zwei bis sechs Adventivembryonen erhalten den typischen Bau von Embryonen, nur daß sie infolge ihrer Lagerung etwas mehr oder weniger unregelmäßige Gestalt annehmen.

Bei *Zygopetalum Mackayi* Hook. findet man nach Suessenguth (1923) häufig überzählige Embryonen, die entweder aus dem inneren Integument (Nuzellusgewebe ist hier nicht mehr vorhanden) oder aus dem chalazalen Nuzellusrest stammen. In anderen Fällen liegen die Embryonen

nebeneinander im mikropylaren Teil des Embryosacks oder sie gehen beide von einer Seitenwand aus, der eine wächst aber senkrecht gegen die Mikropyle, der andere gegen die Chalaza zu, so daß sie um 180° divergieren.

Einen besonders schönen Fall von Nuzellarembryonie beschreibt Murbeck (1902) bei der apogamen *Alchimilla pastoralis* Bus. Hier ist besonders bemerkenswert, daß der Nuzellarembryo am basalen Teile des Embryosackes entstanden ist.

Von großem Interesse ist die Polyembryonie von *Allium odorum*, welche von Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) zuerst beschrieben wurde. Es finden sich überzählige Keime sowohl in der Mikropylargegend als auch an den Seiten des Embryosackes und vor allem an dem chalazalen Teile.

Hegelmaier und Tretjakow glauben aus dem Vorkommen von überzähligen Embryonen in der Mikropylargegend auf Entwicklung von Synergiden schließen zu dürfen, die am Seitenrand entstehenden Embryonen nehmen aus dem äußeren Integument (Nuzellus und inneres Integument sind resorbiert) ihren Ursprung; die chalazalen Keime sollen aus den Antipoden entstehen.

Die überzähligen Keime entstehen nur in solchen Embryosäcken, in denen Befruchtung stattgefunden hatte und ein normaler ovogener Embryo sich entwickelte.

Schürhoff (1923) stellte dann fest, daß die Kerne des Embryosackes haploid sind, auch die der Antipoden, daß aber die am chalazalen Teile entstandenen Embryonen die Diploidzahl besaßen. Normale Befruchtung der Eizelle und Kopulation des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern wurde mehrmals beobachtet. Schürhoff stellte fest, daß die Adventivembryonen im chalazalen Teile des Embryosackes dem Nuzellarrest (von Hegelmaier als „Hagelfleck" bezeichnet) entstammen. Er nimmt auch für die an der Mikropyle liegenden Keime (mit Ausnahme des ovogenen) die Entstehung aus vegetativen Zellen an.

Im Gegensatz hierzu ist Haberlandt (1923, 1925) der Anschauung, daß die am Chalazaende liegenden Keime den Antipoden entstammen. Auch er stellte fest, daß die Gametophyten haploid sind. Er findet keine entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen zu den Nuzelluszellen und denkt sich die Entstehung der diploiden Embryonen aus den haploiden Antipoden durch eine Regeneration der Diploidzahl möglicherweise infolge Kernverschmelzung. Ein Beweis für diese Annahme ist nicht erbracht und so stehen sich zurzeit die Behauptungen der beiden Autoren über Entstehung der chalazalen Embryonen gegenüber. Neuerdings tritt auch Modilewski (1925) für Antipoden- und Synergidenembryonen ein.

Auch für eine Entwicklung von Embryonen aus den Synergiden tritt Haberlandt ein und gibt z. B. an, daß in einem Falle die eine Synergide befruchtet wurde, während die Eizelle unbefruchtet blieb. Diese Angabe scheint mir jedoch sehr der Nachprüfung bedürftig zu sein, da mir bisher kein Fall von Synergidenembryonen bekannt ist, bei dem die Eizelle nicht befruchtet wurde. Sollte hier nicht eine Verwechslung zwischen Synergide und Eizelle stattgefunden haben?

Jedenfalls bietet *Allium odorum* wegen der Mannigfaltigkeit der Bildung von Adventivembryonen ein vorzügliches Objekt zum Studium dieser Erscheinungen, besonders da fast in jeder zweiten Samenanlage Polyembryonie zu finden ist. Es dürfte zu hoffen sein, daß über die zyto-

logischen Vorgänge daher in absehbarer Zeit vollständige Klarheit geschaffen wird, da es sich möglicherweise um verschiedene Rassen handelt.

b) Ooapogamie.

Wir kommen nunmehr zur Apogamie oder nach der Terminologie Winklers zur somatischen Parthenogenesis.

In allen Fällen von Apogamie nach der Definition Strasburgers besitzen die Kerne des in Betracht kommenden Embryosackes die diploide Chromosomenzahl. Dies wird auf zweierlei Weise erreicht.

Entweder unterbleibt in der Embryosackmutterzelle die Reduktionsteilung; es findet dann auch die Tetradenbildung nur unvollkommen oder gar nicht statt, oder aber irgendeine Zelle des (diploiden) Nuzellus entwickelt sich ohne Reduktionsteilung zu einem Embryosack, wir haben es dann mit Aposporie zu tun.

Das Wesen der Apogamie besteht darin, daß es in der Synapsis nicht zu einer Paarung bzw. Kopulation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen kommt, bzw. diese Paarung wieder rückgängig gemacht wird. Daher ist die Ursache der Apogamie der Verlust der Affinität zwischen homologen Chromosomen.

Die Affinität der homologen Chromosomen ist natürlich umso geringer, je weniger verwandt die Eltern sind, daher ist in manchen Fällen Apogamie Folge von Bastardierung.

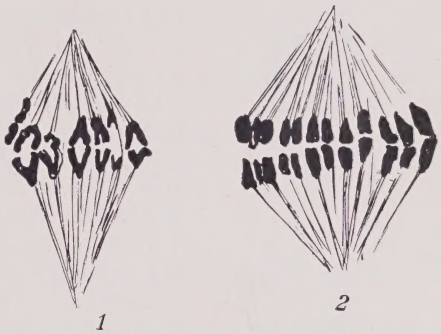
Als Ursache der Apogamie möchte Haberlandt (1924) die Bildung von Nekrohormonen im Nuzellusgewebe durch Degeneration von Nuzelluszellen ansehen.

Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen. Denn wenn wirklich „Nekrohormone" vorhanden sind, so würden sie primär die haploide Eizelle zur Entwicklung anregen; dieser Vorgang müßte dann sekundär eine Rückwirkung in der Weise ausüben, daß die Reduktionsteilung unterbliebe. Allerdings würde durch diese Annahme eine Befruchtung überflüssig erscheinen; da jedoch der aus der haploiden Eizelle durch „Nekrohormone" zur Entwicklung gebrachte haploide Embryo nicht lebensfähig sein würde, so wäre dieser Vorgang völlig unzweckmäßig und es liegt keine Wahrscheinlichkeit vor, daß ein solcher unzweckmäßiger Vorgang derartige sekundäre Wirkungen, wie die Unterdrückung der Reduktionsteilung, im Gefolge haben könnte.

Eine Prüfung der Haberlandtschen Anschauung nahm Meyer (1925) bei *Thismia javanica* vor. Die Nekrohormone müßten, um Apogamie auszulösen, schon im Stadium der Synapsis wirksam sein, damit die Reduktionsteilung unterbliebe, wie dies Haberlandt auch für *Antennaria* und *Taraxacum* angibt. Bei der Untersuchung des entsprechenden Stadiums bei *Thismia* fanden sich nirgends abgestorbene oder absterbende Zellen, d. h. solche Zellen, in denen die Bildung von Nekrohormonen vermutet werden konnte. Denselben Eindruck gewinnt man auch bei der Durchsicht der sehr genauen Abbildungen von Ernst und Bernard (1910). Folglich ist das Fehlen der Reduktionsteilung bei *Thismia* nicht durch Nekrohormone, sondern durch irgendwelche andere Ursachen zu erklären. Wenn man annehmen will, daß die später degenerierenden Synergiden eine Stimulation zur Teilung der Eizelle bewirken, so ist dies doch für das Wesen der Apogamie ohne jede Bedeutung.

Bei *Thalictrum* und den *Eualchimillen* finden wir den geringsten Grad der Rückbildung, hier ist die volle Tetradenteilung beibehalten, nur erfolgt sie durch zwei typische Karyokinesen. In anderen Fällen ist eine der beiden Teilungen unterdrückt, so bei *Taraxacum*, manchen *Hieracien*, und in wieder anderen schließlich fallen beide aus, so bei *Antennaria* und *Wickstroemia*.

Besonders interessant sind solche Pflanzen, die neben normaler Ausbildung des Eies und der Pollenkörner schon eine apogamische Entwicklung des Eies zeigen. Derartige Verhältnisse zeigt im besonderen *Thalictrum purpurascens*. Hier finden wir nach Overton (1904) sowohl den normalen Entwicklungsgang der haploiden Generation, der sich durch Synapsis, Diakinese und Reduktionsteilung kennzeichnet, als auch die apogamische Ausbildung, deren Unterschied darin besteht, daß keine Reduktionsteilung eintritt und also die diploide Zahl der Chromosomen erhalten bleibt. Leicht kenntlich ist dieser Unterschied an der Spindel der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle dadurch, daß bei einer Reduktionsteilung die Chromosomen ihre V-förmige Gestalt besitzen, wodurch sie sich als aus Doppelchromosomen bestehend kennzeichnen, während bei apogamer Entwicklung diese V-Form nicht zustande kommt, und die Teilung im wesentlichen den vegetativen Teilungen gleicht.



1 2

Abb. 250. *Thalictrum purpurascens*. 1 Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle. 2 apogame Teilung der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1900. (Nach Overton.)

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Elatostema acuminatum*, wo gelegentlich noch Befruchtung vorkommt, wie aus der Existenz von männlichen Stöcken hervorgeht, während *Elatostema sessile* sich nur noch apogamisch fortpflanzt.

Bemerkenswert erscheint die Tatsache, daß die Arten mit Apogamie häufig die doppelte Chromosomenzahl wie die nicht apomiktischen Arten haben, z. B. *Burmannia*, *Antennaria*, *Hieracium*, *Alchimilla* usw. Nachdem nun Ernst (1918) festgestellt hatte, daß nicht, wie bisher angenommen wurde, bei *Chara crinita* Parthenogenesis stattfindet, sondern Ooapogamie, führt er diese Apogamie darauf zurück, daß die haploide Eizelle mit artfremden Sperma befruchtet wird, wodurch ein Bastard erzeugt wird, der Ooapogamie zeigt.

Ernst nimmt nun an, daß alle bekannten Fälle von Apogamie bei Angiospermen sich zurückführen lassen auf Bastarde zwischen Eltern mit gleicher Chromosomenzahl, während Kreuzungen zwischen Arten mit ungleicher Chromosomenzahl nur zur Bildung steriler Bastarde geführt haben sollen. Bereits vorher hatte Ostenfeld (1912) für *Hieracium* das Entstehen neuer Formen, die ihre Formenkonstanz durch Apogamie bewahrten, durch Bastardbefruchtung wahrscheinlich gemacht.

Sehr zugunsten der Ernst schen Hypothese sprechen auch die Untersuchungen Täckholms (1920, 1922) bei *Rosa*. Sämtliche „*Caninae*“ zeigen karyologisch einen ausgesprochenen Bastardcharakter und sind dabei sämtlich apogam.

Ferner wurde von Peter (1920) Apogamie bei verschiedenen *Calycanthaceae* (*Calycanthus floridus*, *C. occidentalis*, *Chimoranthus praecox*) festgestellt. Es wird ein vielzelliges Archespor gebildet, jede Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen; zuerst nehmen die chalazalen Makrosporen an Größe zu, doch wächst bald eine mikropylar gelegene Makrospore zum Embryosack heran. Nach Angabe von Peter soll der Eiapparat degenerieren und Nuzellarembryonie erfolgen. Das Endosperm wird in der Weise gebildet, daß der obere Polkern degeneriert und der untere ein Endosperm mit haploiden Kernen bildet. Nach den Untersuchungen von Schürhoff (1922) an *Calycanthus fertilis*, *C. floridus* und *C. occidentalis* erfolgt jedoch die Embryobildung durch Ooapogamie. Die Reduktionsteilung wird hier eingeleitet durch ein typisches Synapsis- und Diakinesestadium, dann folgt Spindelbildung und die Gemini wandern zur Äquatorialplatte. Hier tritt nun der Umschwung ein: Die Doppelstäbchen trennen sich wieder, bevor sie die Äquatorialplatte erreicht haben, und zwar findet die Trennung in der Weise statt, daß die Doppelstäbchen zuerst an einem Ende auseinanderweichen, wodurch ein V-förmiges Bild entsteht. Die Trennung schreitet weiter fort, wobei die Verbindungsstelle dünner wird, so daß schließlich Bilder entstehen, die eine Querteilung vortäuschen und Ähnlichkeit mit den Kegeln eines Kegelspieles haben. Endlich trennen sich die Chromosomenpaare völlig und, während nun die Chromosomen sich in die Äquatorialplatte einordnen, wird bereits die Längsspaltung der einzelnen Chromosomen deutlich. Bei der Teilung werden dann nach jedem Pol vierundzwanzig Chromosomen (Haploidzahl = 12) befördert, und auf diese Weise die in der Synapsis und Diakinese begonnene Reduktion rückgängig gemacht, indem also der heterotypische und der homöotypische Teilungsschritt in eine einzige Teilung verlegt werden.

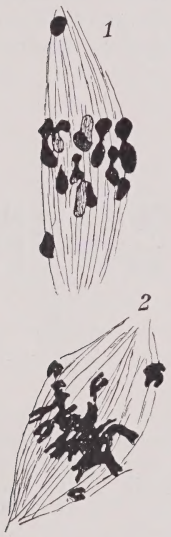


Abb. 251. *Calycanthus fertilis*. 1 Reduktionsspindel, bei der sich die Doppelgemini wieder trennen. 2 Reduktionsspindel mit Längsteilung der einzelnen Chromosomen. Vergr. 750. (Nach Schürhoff 1922.)

Gleichzeitig mit der apogamen Entwicklung des Eies treten häufig verschiedene Abweichungen im Embryosack auf. So ist vor allem zu erwähnen, daß die Zeit der Embryoentwicklung sich sehr verschieben kann. Häufig findet man in noch geschlossenen Blütenknospen bereits Teilungen der Eizelle vor. Auch das Zeitverhältnis zwischen Ei- und Endospermentwicklung ist häufig verschoben. So finden wir bei derselben Pflanze einmal einen relativ großen Embryo bereits entwickelt, während sich der Endospermkern noch nicht geteilt hat, oder aber die Eizelle ist noch ungeteilt, während sich bereits viele Endospermkerne gebildet haben. Vor allem sei hier auf die Untersuchungen von Murbeck (1901) an *Alchimilla* hingewiesen.

Möglicherweise kann man daher auch für solche Fälle auf Apogamie schließen, bei denen diese Unregelmäßigkeiten häufig beobachtet wurden, ohne daß auf Apogamie untersucht wurde, z. B. *Nymphaea odorata* (Cook 1909).

Apogamische Eientwicklung wurde z. B. bei folgenden Arten festgestellt:

Sciaphila nana (?) (Wirz 1910).

Zephyranthes (= *Atamosco*) *texana*, induzierte Apogamie (Pace 1913).

Burmannia coelestis Don. (Ernst 1909).

Thismia javanica (Meyer 1910, Ernst und Bernard 1912).

Zygopetalum Mackayi Hook. induzierte Apogamie (Suessenguth 1923).

Houttuynia cordata (Shibata und Miyake 1908).

Dorstenia Drakena, *D. contrayerva* (Modilewski 1908), *Ficus hirta* (?) (Treub 1902).

Humulus lupulus wahrscheinlich induzierte Apogamie nach Bestäubung mit Pollen von *H. japonicus*, *Cannabis* (Tournois 1914) oder von *Urtica urens* (Winge 1914, 1917); ferner autogene fakultative Apogamie (Wettstein 1925).

Elatostema sessile und *E. acuminatum* (letztere nur zum Teil) (Strasburger 1910).

Helosis guyanensis (Chodat und Bernard 1900, Umiker 1920).

Balanophora elongata, *B. globosa* (Treub 1898, Ernst 1913).

Thalictrum purpurascens zum Teil Apogamie (Overton 1902 und 1904).

Th. Fendleri (?) (Day 1896).

Rosa, sämtliche *Caninae* (Täckholm 1920, 1922).

Calycanthus floridus, *C. occidentalis*, *C. fertilis* (Peter 1920, Schürhoff 1922).

Alchimilla zum Teil (Murbeck 1901, 1907, Strasburger 1904, Böös 1917).

Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey., (Winkler 1906, Strasburger 1909, 1910).

Eupatorium glandulosum (Holmgren 1919).

Erigeron annuus (Holmgren 1919).

Antennaria alpina, *A. plantaginifolia*, *A. Parlinii* (Juel 1898, 1900, Greene 1898, Leavitt und Spalding 1905).

Hieracium spec. div. (Rosenberg 1906, 1907, 1917).

Taraxacum spec. div. (s. unter *Taraxacum*!).

Chondrilla juncea Rosenberg (1913).

Draba (*Erophila*) *verna* (Bannier 1923).

Sehr wertvoll sind die Angaben von Murbeck (1902) über Anomalien im Bau des Nuzellus und Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla*. Vor allem können die Kerne im Embryosack „wandern", d. h. zur Bildung des sekundären Embryosackkernes können die verschiedensten Kerne zusammentreten, so z. B. 2 Polkerne + 2 Antipoden, oder 2 Polkerne + 1 Synergide, oder 2 Polkerne + 1 Antipode, oder 2 Polkerne + 3 Antipoden, oder 2 Polkerne + 1 Synergide + 1 Antipode. Auffällig erscheint, daß stets die Eizelle und wenigstens eine Synergide am Mikropylarende verbleiben. Ich möchte hierin einen Unterschied in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung zwischen den beiden Synergiden sehen und diese nicht „wandernde" Synergide als ursprünglichen Bauchkanalkern ansehen.

Als weitere Unregelmäßigkeiten finden wir bei den apogamen *Alchimillen* Nuzellarembryonie, die bereits besprochen wurde, ferner Embryobildung aus einer Synergide außer der Eizelle. Auch wurde die

Entwicklung einer Nuzelluszelle zu einem Embryosack beobachtet, also Aposporie.

Ein besonderes Interesse verdient noch das Verhalten der Polkerne in solchen Fällen, in denen phylogenetisch ein zellulares Endosperm festgelegt ist, worauf Schürhoff (1922) besonders hingewiesen hat.

Die Polkerne zeigen nämlich häufig bei apogamen Arten nicht das Bestreben miteinander zu verschmelzen.

So erfolgt z. B. die Endospermbildung bei *Calycanthus* nach dem zellularen Typus. Zur Endospermbildung findet nur der untere Polkern Verwendung, während der obere Polkern degeneriert. Die erste Zellteilung teilt dann den Embryosack in eine mikropylare und eine chalazale Hälfte.

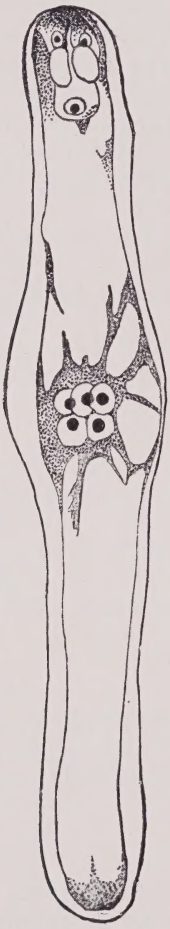


Abb. 252. *Alchimilla sericata.* Embryosack mit fünf Polkernen. Dafür fehlen die Antipoden. (Nach Murbeck 1902.)

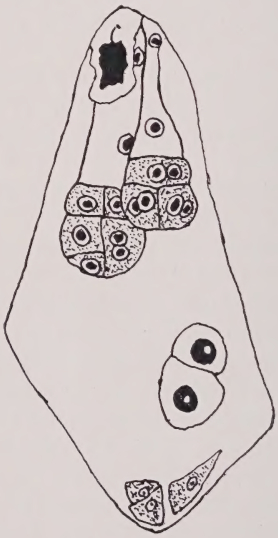


Abb. 253. *Alchimilla sericata.* Apogame und somatisch-parthenogenetische Embryobildung nebeneinander. (Nach Murbeck 1902.)

Zuerst erscheint die Degeneration des einen Polkerns befremdlich; sie wird aber verständlich, wenn wir uns an das Verhalten von *Antennaria* (Juel 1900) erinnern. Bei der befruchtungsbedürftigen *Ant. dioica* entsteht der sekundäre Embryosackkern durch Verschmelzung der beiden haploiden Polkerne. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus. Juel sagt allerdings: „Der Zentralkern hat oben eine Teilung ausgeführt und eine Zellplatte gebildet, welche indessen keine Zellwand erzeugen wird." Doch fügt Dahlgren (1920) diesem Zitat hinzu: „Wahrscheinlich

ist doch wohl auch hier das Endosperm von Anfang an zellular. Tatsächlich ist auch mir bisher niemals ein Phragmoplast im Endosperm bekannt geworden, bei dem die Zellplatte schon soweit ausgebildet war, und nachher doch ein nukleares Endosperm gebildet wäre. Bei *Eupatorium glandulosum* liegen die Verhältnisse übrigens nach Holmgren (1919) gleich. Wird ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so folgt seiner ersten Teilung stets Wandbildung. Verschmelzen die Polkerne hingegen nicht, so teilen sie sich jeder für sich und dem zellularen Endosperm schreitet ein nukleares Stadium voran.

Bei der apogamen *Ant. alpina* verschmelzen die diploiden Polkerne nicht. Der höchste Grad von Vereinigung, welcher zustande kommt, besteht darin, daß die Kerne wie verwachsen erscheinen. Aber auch hier liegt keine Verschmelzung vor, denn zwischen den beiden Kernen ist eine deutliche Grenzlinie zu sehen, weil die Kernwand zwischen ihnen erhalten ist. Bei *Ant. alpina* wird also nie ein Zentralkern gebildet (Juel 1900). Genau ebenso liegen die Verhältnisse bei *Calycanthus*. Wir müssen annehmen, daß die höhere Chromosomenzahl eine Verschmelzung der Polkerne in diesen Fällen verhindert, obwohl anderseits auch Fälle bekannt sind, in denen ein tetraploider Zentralkern gebildet wird (z. B. *Alchimilla*).

Nun kommt aber eine neue Schwierigkeit. Während der Zentralkern von *Ant. dioica* sofort ein zellulares Endosperm bildet, sind bei *Ant. alpina* bereits zwei Kerne im Endosperm vorhanden. Aus der Arbeit von Juel ist nicht ersichtlich, wie und wann das Endosperm seine Zellwände abgrenzt. Aus der Abbildung ergibt sich nur, daß die Kernteilung in den beiden diploiden Polkernen eher stattfindet als eine Zellwandbildung. Bei *Calycanthus* degeneriert der eine Polkern, so daß auf diese Weise die Endospermanlage einkernig wird und durch die nachfolgenden Teilungen, an die sich jedesmal die Zellteilungen unmittelbar anschließen, ein zellulares Endosperm gebildet wird.

Die Degeneration des einen diploiden Polkerns dürfte demnach als ein Mittel angesehen werden, um von Anfang an die Bildung des phylogenetisch festgelegten zellularen Endosperms durchzuführen.

c) Aposporie.

Die apogamische Embryoentwicklung kann, wie bereits erwähnt, auch in der Weise stattfinden, daß sich irgendeine Zelle des Nuzellus vergrößert und zu einem Embryosack mit den normalen acht Kernen, allerdings mit diploider Chromosomenzahl auswächst. Derartige Entwicklungen werden z. B. von Rosenberg (1906 und 1907) bei *Hieracium flagellare* beschrieben. Es bildet sich hier gleichzeitig ein typischer Embryosack durch Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle aus.

Man bezeichnet diesen Vorgang als Aposporie. Auch von Murbeck (1902) wurde bei *Alchimilla* Aposporie beobachtet. Desgleichen beschreibt Fohrenbacher (1914) Apogamie in Kombination mit Aposporie bei *Potentilla silvestris*.

Während es sich bei den bisherigen Fällen von Apogamie um die Entwicklung diploider Keime handelt, ist auch daran zu denken, daß die haploide Generation sich ohne Befruchtung zu einem haploiden Embryo entwickeln kann. Derartige Fälle sind im Tierreich zahlreich bekannt. Bei Pflanzen kennt man eine nach Winklers Bezeichnung generative

Parthenogenesis bisher nicht. Immerhin sind einige Ansätze hierzu bereits bekannt geworden. So berichtet Haberlandt (1922) über Ansätze zur parthenogenetischen Weiterentwicklung der haploiden Eizelle von *Oenothera Lamarckiana* nach vorheriger Quetschung des Fruchtknotens. Die Eizelle umkleidete sich mit einer Zellmembran und nahm, wie eine befruchtete Eizelle, die charakteristische Flaschenform an, wobei der Zellkern in die kopfförmige Ausstülpung einrückte. In einem Fall war letztere

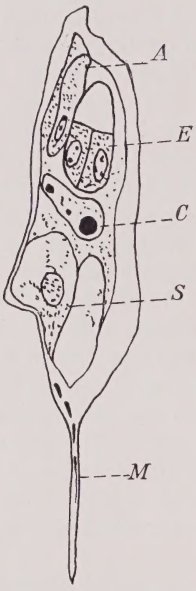


Abb. 254. *Hieracium flagellare.* Aposporischer Embryosack mit einem aus einer Antipode hervorgegangenen Embryo. E = Embryo, A = Antipode, C = Polkern, S = Synergide, M = Mikropyle. (In der Mikropyle die Reste des verdrängten typischen Embryosackes.) (Nach Rosenberg.)

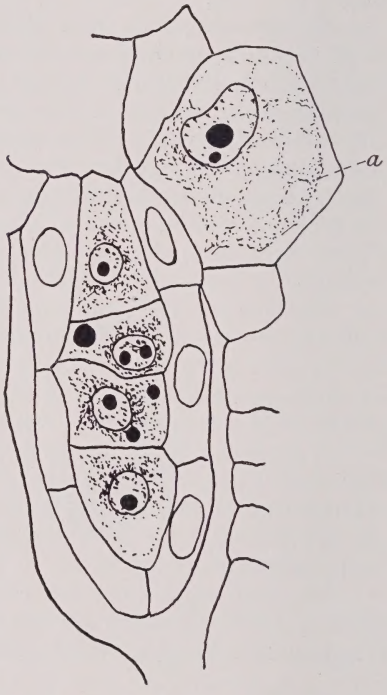


Abb. 255. *Hieracium flagellare.* Samenanlage mit normaler Embryosacktetrade und aposporischer Embryosackanlage bei a. (Nach Rosenberg.)

durch eine Querwand vom Suspensor abgetrennt. Eine weitere Entwicklung und Teilung der eigentlichen Embryoanlage wurde nicht beobachtet.

Gegenüber den bisher erörterten Fällen von autonomer Apogamie sind auch einzelne Fälle von induzierter Apogamie bekannt, so z. B. bei der *Amaryllidacee Zephyranthes* (= *Atamosco*) *texana*. Hier wies Pace (1913) nach, daß der Spermakern in der Eizelle degeneriert, aber die Eizelle, die einen diploiden Kern besitzt, zur Embryobildung anregt.

Ferner wurde von Suessenguth (1923) festgestellt, daß durch Bestäubung von *Zygopetalum Mackayi* mit Pollen von *Odontoglossum crispum* apogam Embryonen entstehen. Es bilden sich sowohl Eiembryonen, wie auch Synergiden- und Nuzellarembryonen. Die Bestäubung der Blüte ist notwendig zur Samenbildung, sie wirkt aber nur stimulierend.

Vielleicht liegt auch der Embryobildung der Kreuzung *Humulus lupulus* × *Urtica urens* ein ähnlicher Vorgang zugrunde.

Da bei manchen Pflanzen beobachtet wurde, daß bei Bastardierungen die Nachkommen vollkommen dem Vater glichen, hat man die Mutmaßung ausgesprochen, es könne sich hier um Merogonie, d. h. um alleinige Weiterentwicklung des Spermakerns im Plasma der Eizelle handeln, wie es sowohl

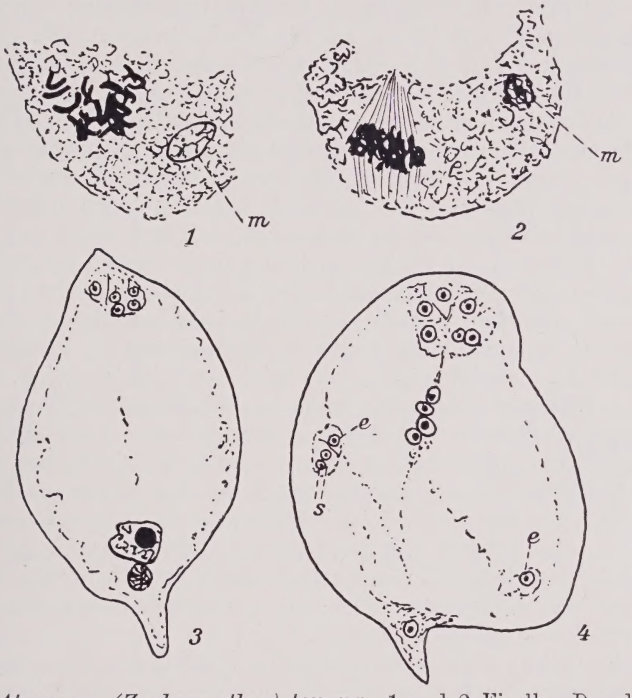


Abb. 256. *Atamosco (Zephyranthes) texana.* 1 und 2 Eizelle. Der diploide Eikern in Teilung, daneben der nicht zur Verschmelzung gelangende Spermakern. Vergr. 1000. 3 unregelmäßiger Embryosack mit drei, vielleicht mit fünf Eizellen, einer Antipode und dem primären Endospermkern. Vergr. 105. 4 unregelmäßiger Embryosack mit einer Antipode in normaler Lage, einer Gruppe von sechs Zellen an der Mikropyle (wahrscheinlich Antipoden), einem seitlichen Eiapparat, einer einzelnen Eizelle und vier verschmelzenden Kernen. Vergr. 105. (Nach Pace 1913.)

bei tierischen Objekten bekannt ist, als auch von Winkler bei der *Fucacee Cystosira barbata* beobachtet wurde. Es handelt sich hier gewissermaßen um eine parthenogenetische Entwicklung des männlichen Gameten.

Von Strasburger (1909) wurde deshalb die Befruchtung von *Fragaria virginiana* × *elatior* untersucht, da die Nachkommen so absolut dem Vater (*Fr. elatior*) glichen, daß kaum ein Unterschied zu entdecken war. Doch zeigte es sich, daß eine normale Befruchtung stattfindet. Die erste Kernteilung zeigt auch ganz normal die diploide Zahl der Chromosomen.

Die Befruchtung als ausgleichender Faktor.

Man hat bei der Befruchtung des Eies anscheinend zu unterscheiden zwischen einem die Entwicklung der Gameten hemmenden Reiz, der durch die Kopulation aufgehoben wird, und der Qualitätsveränderung der Eizelle

anderseits. Was den letzteren Punkt betrifft, so liegt das wesentliche in der Verschmelzung zweier Zellen, in der Amphimixis von Ei- und Spermakern. Hierdurch entsteht eine in ihrer feineren Organisation abgeänderte Zelle mit einer gemischten Anlagesubstanz, und sie liefert die Grundlage für ein Tochterindividuum, das die Eigenschaften seiner beiden Erzeuger in sich vereinigt. So steht der Befruchtungsvorgang in untrennbarem Zusammenhang mit der Frage der Vererbung, mit der Übertragung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft.

Die Tatsache, daß sich die Vorgänge der Befruchtung sowohl im Pflanzen- wie im Tierreich zur gleichen Höhe entwickelt haben, läßt darauf schließen, daß es sich hier um eine äußerst zweckentsprechende Erscheinung handelt; ja man möchte annehmen, daß diese Befruchtungserscheinungen aus einer gemeinsamen Wurzel sich entwickelt haben, wo noch kein Unterschied zwischen Tier- und Pflanzenreich bestand. Doch müssen wir auf Grund unserer heutigen Erfahrungen sagen, daß dem nicht so ist, sondern daß sich im Pflanzen- wie im Tierreich aus einem innern Bedürfnis heraus diese Vorgänge auf verschiedenen Entwicklungsstufen mehrmals aus sich selbst heraus entwickelt haben. Es besteht jedoch noch der Unterschied, daß die Befruchtungsverhältnisse für die Verbreitung der Pflanzenwelt bei weitem nicht die ausschließliche Rolle spielen wie im Tierreich, denn auch den höheren Pflanzen stehen eine große Anzahl Mittel und Wege offen, sich vegetativ fortzupflanzen. Dabei finden wir, daß eine ausschließlich vegetative Vermehrung nach unseren Kenntnissen nicht schädigend auf die Art einwirkt, ja daß bestimmte Eigenschaften, die uns häufig als Vorzüge erscheinen, sich nur auf diese Weise erhalten lassen. Wir müssen sogar bei einer Prüfung des Zwecks der Befruchtungserscheinungen sagen, daß der Hauptvorteil, den sie gewähren, darin besteht, daß übergroße Varietätenbildung und das Konstantwerden von Varietäten durch den Ausgleich der Erbeinheiten eingeschränkt wird.

Ganz besonders wird der ausgleichende Einfluß der Befruchtung durch solche Pflanzenfamilien bewiesen, in denen sich einige Arten rein apogamisch fortpflanzen. Vor allem ist dies bei *Alchimillen* der Fall, wo z. B. die wenig zahlreichen von alters her unterschiedenen Arten der Sektion *Eualchimilla* aus einem ganzen Schwarm von Typen bestehen. Diese unterscheiden sich durch zahlreiche, auf den ersten Blick geringfügige aber erstaunlich konstante Charaktere. Die Erklärung über die fast alleinstehende Formenbeständigkeit, liegt eben darin, daß die Embryobildung bei den *Alchimillen* ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospe und der Steckling, ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitze solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen.

Das Endosperm.

Karyologischer Teil.

Wir haben bei den Befruchtungserscheinungen gesehen, daß normalerweise das Endosperm aus einem Kern hervorgeht, der durch Kopulation des in Ein- oder Mehrzahl vorhandenen Polkerns mit einem Spermakern gebildet wird.

Von dieser Regel gibt es zwei Ausnahmen. Bei den apogamen Pflanzen kann natürlich infolge Fehlens der Befruchtung kein Spermakern bei der Bildung des Endosperms beteiligt sein; in die zweite Kategorie gehören diejenigen Pflanzen, bei welchen zwar keine Entwicklung eines Embryo aber eine Endospermbildung zustande kommt. Hierher sind bestimmte Fälle von Parthenokarpie zu rechnen, auf die wir noch zu sprechen kommen.

Endlich sind hierher jene seltenen Fälle zu stellen, bei denen nur ein Spermakern in den Embryosack eindringt und dort die Befruchtung der Eizelle vornimmt, so z. B. nach Schaffner (1896, 1897) bei *Alisma* und *Sagittaria*, nach Wiegand (1900) bei *Potamogeton*, nach Cooke und Schively (1904) bei *Epiphegus virginiana*, nach York (1913) bei *Dendrophthora gracile* und nach Suessenguth (1920) bei *Dioscorea sinuata*, denn hier wurde entweder ein Spermakern dauernd im Pollenschlauch gesehen, oder das Endosperm hatte trotz vorheriger Fusion der beiden Polkerne diploiden Charakter.

Von Seefeldner (1912) wurden ferner bei *Cynanchum vincetoxicum* in drei Fällen ein gut entwickeltes Endosperm gefunden und im oberen Teile des Embryosackes bzw. noch im Nuzellargange die zwei generativen und der vegetative Kern in gut erhaltenem Zustande. Die Eizelle fehlte in diesen Fällen, was Seefeldner auf Verkümmerung zurückführt. Da also beide generativen Kerne noch gut erhalten waren, so dürfte die Endospermbildung ohne Betätigung eines generativen Kerns vor sich gegangen sein. Ferner bildet er ein Stadium ab, welches den befruchteten Eikern und ein mehrkerniges Endosperm zeigt, während der zweite Spermakern sich noch in der Mikropyle befindet. Seefeldner ist der Ansicht, daß sich das Endosperm bei *Cynanchum* stets ohne vorherige Kopulation mit dem zweiten Spermakern bilde.

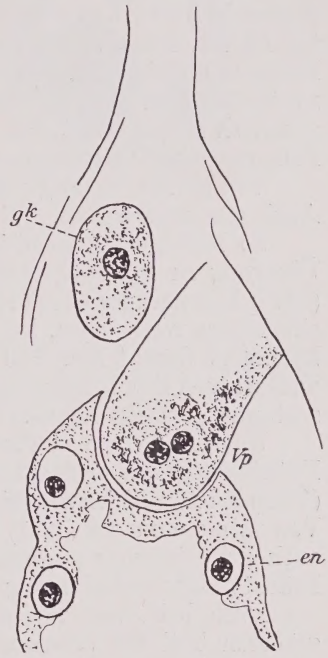


Abb. 257. *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers. Entwicklung des Endosperms ohne „Befruchtung" des sekundären Embryosackkerns. gk = generativer Kern noch in der Mikropyle. Vp = Verschmelzungsprodukt des andern generativen Kerns mit dem Eikern. en = bereits vor der Befruchtung entwickeltes Endosperm. (Nach Seefeldner 1912.)

Da wir wissen, daß die Entwicklung der Eizelle vor allem an der haploiden Chromosomenzahl scheitert, so ist eine Weiterentwicklung des diploiden Endospermkerns gut verständlich.

Bei vorhandener Apogamie entsteht entweder das Endosperm durch Teilung des aus zwei diploidchromosomigen Kernen entstandenen sekundären Embryosackkernes, z. B. bei *Elatostema sessile* (Strasburger 1910), *Thalictrum purpurascens* (Overton 1904), *Alchimilla* (Murbeck 1901), oder die beiden diploiden Polkerne verschmelzen nicht miteinander, sondern beginnen jeder für sich die Teilung, z. B. bei *Antennaria alpina* (Juel

1900). Im ersteren Falle sind die Kerne des Endosperms tetraploid im zweiten diploid.

Bei *Helosis guyanensis* bildet der nur in Einzahl vorhandene diploide Polkern das Endosperm (Umiker 1920). Von Peter (1920) wird angegeben, daß sich das Endosperm von *Calycanthus occidentalis* ohne Befruchtung entwickle und zwar soll vorher einer der beiden Polkerne degenerieren, so daß wir es hier mit einem haploiden Endosperm zu tun hätten. Doch wurde von Schürhoff (1922) nachgewiesen, daß die Polkerne diploid sind. Die Degeneration des oberen Polkerns dürfte darauf zurückzuführen sein, daß für *Calycanthus* ein zelluläres Endosperm phylogenetisch festgelegt ist und durch die gleichzeitige Entwicklung der beiden Polkerne ein mehrkerniges Endosperm erzeugt würde.

Von großer Wichtigkeit sind die Verhältnisse bei den parthenokarpen Angiospermenfrüchten.

So bildet die *Euphorbiacee Caelebogyne ilicifolia* gewissermaßen einen Übergang zu den apogamen Pflanzen. Neben den von Strasburger (1878) hier nachgewiesenen Samenanlagen mit Embryonen finden wir stets eine Menge von solchen, bei denen diese fehlen. Strasburger weist noch besonders darauf hin, daß die Endospermbildung im Gegensatz zu den anderen von ihm studierten polyembryonischen Pflanzen ohne Bestäubung zustande kommen könne.

Über Anfänge von Parthenokarpie, die sich in einer unvollständigen Entwicklung des Endosperms äußern, berichten Went und Blaauw (1905) bei *Dasylirion acrotrichum*, ferner Eichler (1906) bei *Tragopogon*. Von Woodburn (1911) und Hague (1911) wurde festgestellt, daß auch bei *Diospyros virginiana* in den Samenanlagen der parthenokarpen Früchte Endospermbildung möglich ist.

Auch bei *Ficus carica* tritt durchgängig bei einem kleineren oder größeren Teil der Samenanlagen eines jeden Blütenstandes Endospermbildung ein (Tischler 1912). Der junge Embryosackwandbeleg entwickelt sich nicht überall gleichmäßig, so daß die Zellen des Endosperms sehr ungleich groß werden. Der größte Plasmareichtum im Wandbeleg befindet sich in unmittelbarer Nähe der unbefruchteten Eizelle und der bereits lange vorher degenerierten Antipoden. Hier liegen auch die Kerne am dichtesten. Ihre Größe variiert sehr beträchtlich. Zum großen Teil ist das sicher durch Kernverschmelzungen bedingt, die bei *Ficus* in allen Stadien zu beobachten sind. Wir finden sie noch bevor die Kammerung durch Wände begann, namentlich aber, wenn mehrere Kerne nachher in einer Zelle eingeschlossen bleiben.

Die reifen Endosperme zeigen eine ausgesprochene Selbstverdauung, die vom Zentrum nach der Peripherie vorschreitet, also in derselben Richtung, in der ein etwa vorhandener wachsender Embryo die Zellen gelöst hätte.

Weiter wird von Tischler (1912) die parthenokarpe Entwicklung des Endosperms bei *Ananassa sativa* beschrieben.

Die Endospermkerne sind in der übergroßen Mehrzahl aller Fälle triploid. Sie müßten also in ihren Teilungsstadien die triploide Chromosomenzahl zeigen; dies ist jedoch häufig nicht der Fall, da die Chromosomen bei diesen Teilungen vielfach miteinander verkleben.

Die triploide Chromosomenzahl der Endospermkerne oder besser gesagt die Tatsache, daß der Endospermkern ein Synkaryon aus drei Kernen darstellt, läßt sich in manchen Fällen noch nach vielen Generationen von

Tochterkernen daran erkennen, daß die Endospermkerne drei Nukleolen besitzen.

Sehr schön ist dieser Unterschied von einem Diploidkern meistens

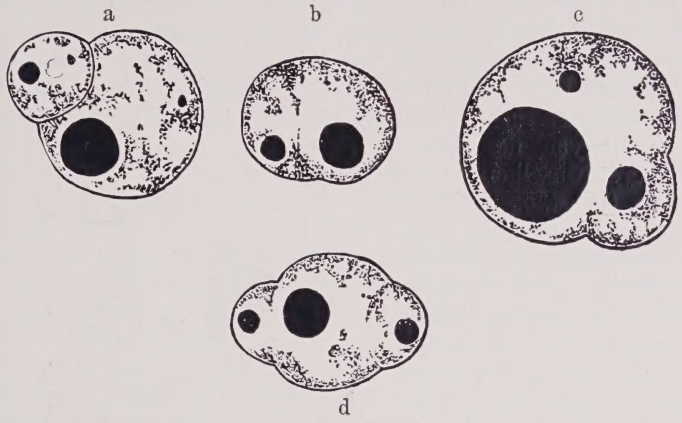


Abb. 258. *Oenothera nutans* ♀ × *pycnocarpa* ♂. Verschiedene Fusionsstadien der Geschlechtskerne; a—b des Kerns der Eizelle mit einem ♂ Kern, c des sekundären Embryosackkerns mit einem ♂ Kern, d des Kerns der Eizelle mit zwei ♂ Kernen. Vergr. 2320. (Nach M. Ishikawa.)

bei der Befruchtung zu erkennen. Die befruchtete Eizelle besitzt normalerweise einen Kern mit zwei Nukleolen, während der triploide Endosperm-

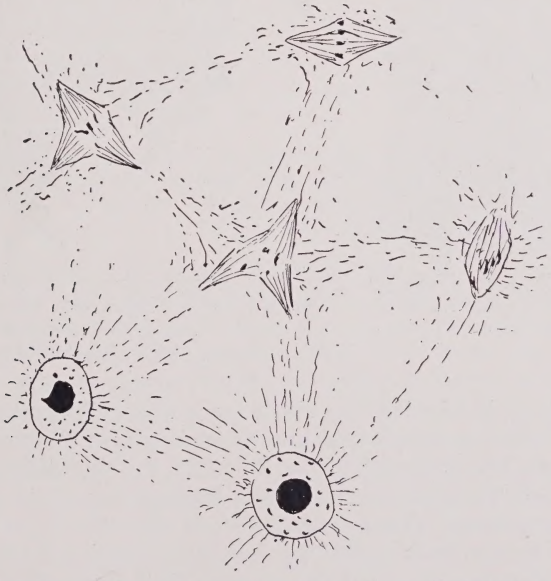


Abb. 259. *Reseda odorata*. Dreipolige Spindeln im Endosperm. Vergr. 540. (Nach Strasburger 1880.)

kern deren drei besitzt. So gibt z. B. Kuwada (1910) für *Oryza sativa* an, daß sich bei den Teilungen im Endosperm die Chromosomen in der Telophase zu drei Haufen gruppieren, von denen jeder einen Nukleolus

ausbildet, so daß also die drei verschmolzenen Kerne noch im Verschmelzungsprodukt relativ lange eine gewisse Selbständigkeit bewahren.

Ferner läßt sich die Zusammensetzung des Endospermkerns aus drei Kernen gelegentlich noch an dem Auftreten von dreipoligen Spindelfasern und einer entsprechenden Anordnung der Chromosomen erkennen. Solche dreipolige Spindeln wurden z. B. von Strasburger (1880) für *Reseda odorata* und von Buscalioni (1898) für *Lupinus hirsutus* beschrieben. Das Vorkommen solcher dreipoliger Spindeln läßt sich dadurch erklären, daß im Synkaryon des Endosperms die drei Einzelkerne noch eine relative Selbständigkeit bewahrt haben. Dies geht vor allem aus den Untersuchungen Nothnagels (1918) hervor. Es zeigte sich, daß bei der ersten Teilung des Endospermkerns drei deutlich unterscheidbare Spireme angelegt werden, die Spindelbildung ist zuerst tripolar, jeder Spindelpol steht mit einer der drei Chromosomengruppen in Verbindung, dann erst

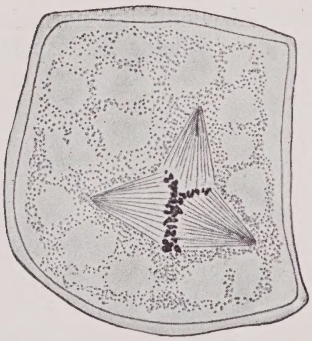


Abb. 260. *Lupinus hirsutus.* „Dreipolige Spindel" im Endosperm. (Nach Buscalioni.)

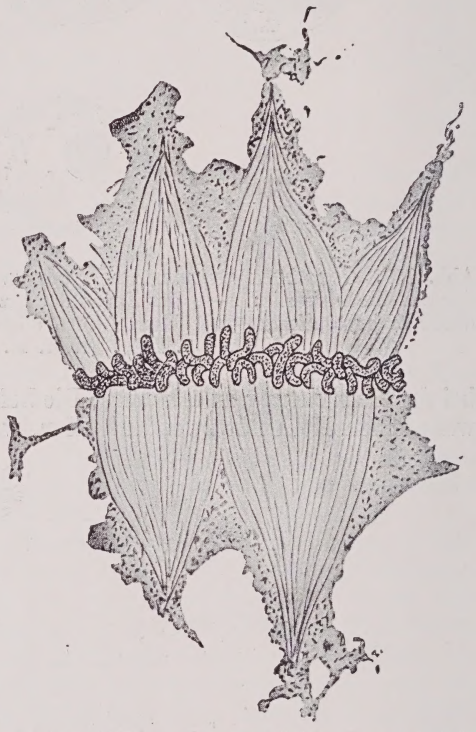


Abb. 261. *Allium odorum.* Multipolare Spindel aus dem jungen Endosperm. Die große Chromosomenzahl deutet auf zuvorige Kernfusionen hin. Vergr. 1000. (Nach Strasburger.)

bildet sich die Spindelanlage zu einer zweipoligen Spindel um. Die drei Gruppen von Chromosomen behalten durch mehrere Teilungsstadien ihre Selbständigkeit. Ebenfalls mehrpolige Spindeln, die eine Teilung des Mutterkerns in mehrere Tochterkerne bewirken, beobachtete Soltwedel (1881) bei *Leucoium aestivum*, *Ornithogalum nutans* usw.

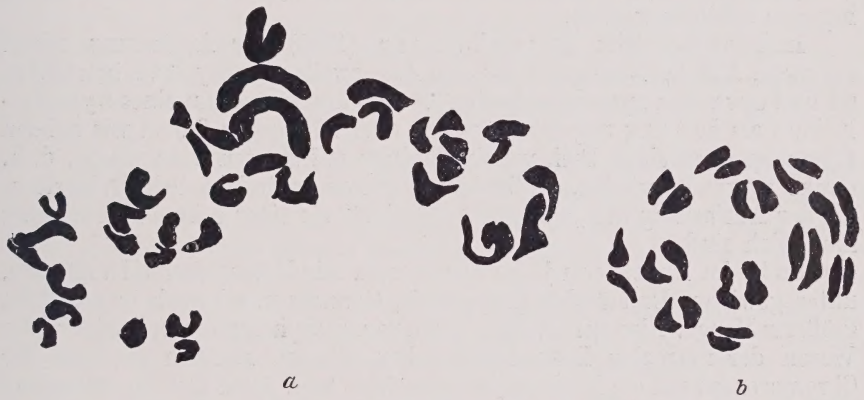
Wie wir später noch sehen werden, kommen im Endosperm häufig Kernverschmelzungen vor; auch dann zeigen die Teilungsstadien, abgesehen von der Chromosomenzahl, dies gelegentlich durch eine multipolare Spindel an, wie dies Strasburger (1888) für *Allium odorum* beschreibt.

Wir wissen nun vom befruchteten Eikern, daß die väterlichen und mütterlichen Chromosomengruppen bei der ersten und häufig auch noch bei den nächstfolgenden Teilungen unterschieden werden können. Später

tritt dann aber ein Zusammenfinden der homologen Chromosomen auf, die sich dann gewissermaßen zu Chromosomendyaden gruppieren. Es läßt sich annehmen, daß ein solcher Vorgang auch mehr oder weniger im Endosperm erfolgt; jedenfalls steht bisher wenigstens e i n Fall fest, in welchem solche Chromosomentriaden beobachtet wurden. Nach R u y s (1924) verhalten sich nämlich die Kerne im Endosperm von *Mouriria anomala* Pulle in dieser Weise. Es wurden zwölf Chromosomentriaden im Endosperm gezählt, während die somatischen Kerne zwölf Dyaden besaßen.

Von N ě m e c (1910) war bereits bei *Ranunculus Ficaria* gelegentlich eine Gruppierung der drei homologen Chromosomen im Endosperm beobachtet worden.

Hieraus geht jedenfalls hervor, daß die Affinität der homologen Chromosomen sich auch bei triploiden Kernen durchsetzen kann. Solange dieser Zustand nicht erreicht ist, haben wir hier ein Analogon zu dem Verhalten



a *b*

Abb. 262. *Mouriria anomala* Pulle. a Kernteilung im Endosperm; die Chromosomen zu Triaden geordnet. b diploide Kernplatte; die Chromosomen zu Dyaden vereint. (Nach R u y s 1924.)

der getrennt bleibenden Pilzkerne während der „Verlobungszeit". Das Auftreten dreipoliger Spindeln im Endosperm könnte man demgemäß als „Entlobungs"versuch ansehen.

Das Endosperm der Angiospermen wird zwar nicht aus haploiden Kernen gebildet, aber die Anzahl der zur Bildung des primären Endospermkerns zusammengetretenen Kerne ist ohne jede Bedeutung für die Bildung des Endosperms, wie es auch gleichgültig ist, ob ein, zwei oder mehrere „Polkerne" zur Bildung des sekundären Embryosacks zusammentreten. Da das Endosperm entwicklungsgeschichtlich aus der Haploidgeneration durch eine Reihe regulativer Kernverschmelzungen hervorgegangen ist, müssen wir es ebensogut zur haploiden Generation rechnen, wie z. B. Antipoden, die durch Kernverschmelzung diploid geworden sind oder apogame Embryosäcke, die durch das Ausbleiben der Reduktionsteilung diploid geblieben sind. Das Produkt dieser Kernverschmelzungen liefert ein undifferenziertes Gewebe, welches in Wirklichkeit nur eine Weiterentwicklung des Gametophyten darstellt und daher seinem Wesen nach zur haploiden Generation zu rechnen ist. Sahen wir doch bereits bei den Gymnospermen,

daß nach der Befruchtung ein neuer Schub von Kernteilungen im Prothallium eintritt und hierbei oft Kernverschmelzungen erfolgen. Wir können daher das Endosperm der Angiospermen ebenfalls als Prothallium auffassen, dessen Bildung in zwei Schüben oder Phasen erfolgt, da als erste Prothalliumbildung die Antipoden anzusehen sind. Wir sprechen daher bei den Angiospermen von einer fraktionierten Prothalliumbildung.

Das Endosperm ist also anzusehen als homolog dem Prothallium der Gymnospermen. Wie bereits angegeben, entsprechen die Polkerne dem vielkernigen Prothallium der Gymnospermen; bei der Weiterentwicklung des sekundären Embryosackkerns findet dann früher oder später Wandbildung statt.

Berridge (1907) spricht dem Endosperm die Natur eines Proembryos zu, der jedoch von Zellen abstammt, die schon früher in ihrer phylogenetischen Entwicklung ernährungsphysiologische Funktionen angenommen haben, in ähnlicher Weise wie bei *Ephedra* rudimentäre Embryonen gebildet werden.

Insbesondere tritt Strasburger (1905) der Auffassung scharf entgegen, daß das Endosperm als eine Art „zweiter Embryo" zu betrachten sei und etwa dem „proembryonalen" Entwicklungsstadium eines *Cycadeen*-Keimes als homolog angesehen werden dürfe. Nirgends finden wir bei den Gymnospermen einen Fall, wo ein Embryo auf Kosten des anderen, d. h. direkt aggressiv wächst. Außerdem bestehen zahlreiche Schwierigkeiten, die der Auffassung der „Pseudofecondation" als einer echten Befruchtung hinderlich sind.

So ist im Endosperm jedes Chromosom mindestens dreimal vertreten, unter gewissen Umständen (*Peperomia*, *Gunnera* u. a.) noch in erheblich größerer Menge. Also gerade das, worin wir, morphologisch betrachtet, das Wesen der normalen Befruchtung sehen müssen, nämlich die Zahl der Chromosomen auf die Norm zu bringen, fehlt hier. Auch darf die sekundäre Embryosackkernhöhle noch keinesfalls als ein der Eizelle homologes Gebilde aufgefaßt werden. Ferner ist uns kein einziger Fall bekannt, in dem ein Endosperm Ansätze zu Formgestaltungen aufweist, die auch nur entfernt an Keimbildungen erinnern, während doch selbst Nuzellarwucherungen in die Embryosackhöhle hinein die Form eines normalen Keimes annehmen.

Erst durch den Zutritt des zweiten Spermakernes zu den vereinigten Polkernen erfolgt Weiterentwicklung, wodurch offenbar der Vorteil erreicht wird, bei fehlender Befruchtung nicht unnütze Endospermbildung auftreten zu lassen. Fassen wir letztere nur als die Wiederaufnahme einer früheren Prothalliumbildung auf, so ist leicht einzusehen, daß diese erst dann nötig wird, wenn Nährmaterial für den sich entwickelnden echten Embryo gebraucht wird. Es ist sehr interessant, daß bei den höheren Gymnospermen in einer anderen Richtung eine unnütze Bildung von Nährgewebe bei ausgebliebener Bestäubung verhindert wird. Hier entwickelt sich nämlich die ganze Samenanlage nicht weiter. Der Modus der höheren Gymnospermen findet sich nur vereinzelt bei den Angiospermen (*Orchideen*, *Amentaceen*).

Eine Folge der Vereinigung der drei Kerne bei der Endospermbildung ist natürlich die Mischung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften im Endospermkern. Handelt es sich bei der Befruchtung um eine Bastar-

dierung, so ist selbstverständlich der Endospermkern ebenfalls ein Bastardkern. Dies zeigt sich besonders dann, wenn das Endosperm der beiden Elternarten verschieden ist. Es kommt dann, wie bei Bastardierungen überhaupt, meistens zur Dominanz der Eigenschaften des einen Elters über die des anderen, und dann läßt sich bereits am reifen Samen diese Bastardierung durch das „Bastardendosperm" erkennen. Besonders gut eignet sich hierfür die Kreuzung von *Stärkemais* mit *Zuckermais* (Correns 1899, de Vries 1899, Webber 1900). Weiteres hierüber findet sich im Abschnitt: Biol. Analyse und Synthese des Kerns.

Da das Endosperm häufig nur ein vorübergehend tätig funktionierender Zellkomplex ist, der manchmal schon bald resorbiert wird, so finden wir in solchen transitorischen Endospermen verschiedene zytologische „Unregelmäßigkeiten". Im besonderen treten Kerne verschiedenster Größe auf; die Form der Kerne ist häufig ganz unregelmäßig, in einzelnen Fällen wurden echte Amitosen, z. B. bei *Ranunculus acer* (Schürhoff 1915) und bei *Imatophyllum cyrtanthiflorum* (Treub 1880) festgestellt; gelegentlich findet man ganz unregelmäßige Mitosen. Als Folge solcher unregelmäßigen Mitosen, wie auch von Kernverschmelzungen, ist die verschiedene Größe mancher Endospermkerne anzusehen, außerdem können sich einzelne Kerne, besonders die Kerne am Chalazaende durch Kernwachstum vergrößern.

Daß man bei stärkehaltigen Endospermen ganz eigenartig geformte Kerne findet, dürfte nicht als besondere Eigentümlichkeit der Endospermkerne anzusehen sein, solche gelappten Kerne finden wir häufig auch in mit Stärke vollgepfropften Pollenkörnern. Es scheint der Kern passiv eine solche Form anzunehmen.

Von mehreren Autoren wird das Austreten von Nukleolarsubstanz bei der Teilung des Endospermkerns beschrieben, so z. B. von Osterwalder (1898) bei *Aconitum Napellus*, von Schmid (1906) bei *Veronica chamaedrys*, *Pedicularis recutita*, *P. tuberosa* usw., von Wurdinger (1910) bei *Euphrasia Rostkoviana*, von v. Derschau (1915) bei *Fritillaria imperialis*.

Das Ausstoßen von Nukleolarsubstanz dürfte auf einen Überschuß dieser Masse in den großen Kernen zurückzuführen sein.

Morphologischer Teil.

a) Zellulares Endosperm.

α) Rein zellular.

Gehen wir nunmehr über zur Entwicklung des Endosperms. Die Endospermbildung kann nach drei Typen erfolgen; wir unterscheiden daher 1. den zellularen Typus, 2. das Endosperm mit Basalapparat und 3. den nuklearen Typus. Entsprechend meinen wiederholten Darlegungen, daß die einkernigen Zellen gegenüber den vielkernigen den primitiveren Typus darstellen, sehe ich den zellularen Typus als den primitiveren an, auch wenn er sich noch zum Teil bei den höchst differenzierten Familien erhalten hat. Wir beginnen daher mit dem zellularen Typus.

Als zellularen Typus des Endosperms bezeichnen wir denjenigen,

bei welchem auf jede Kernteilung sofort eine Zellwandbildung erfolgt; das Endosperm wird hier also gebildet aus einer mehr oder weniger großen Anzahl einkerniger Zellen. Ausschlaggebend ist also, daß sowohl nach der ersten, wie nach der zweiten Kernteilung sofort eine Zellwand gebildet wird.

Die nach der ersten Teilung des Endospermkerns gebildete Zellwand steht fast stets senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, auch die den beiden Tochterzellen bei der nächsten Teilung gebildeten Zellplatten stehen fast immer in der gleichen Ebene, wie wir dies aus der beistehenden Abbildung von *Monotropa* ersehen.

Gegenüber dieser transversalen Wandbildung bei der ersten Teilung des Endospermkerns gibt es auch einige Fälle, wo die erste Wand mit

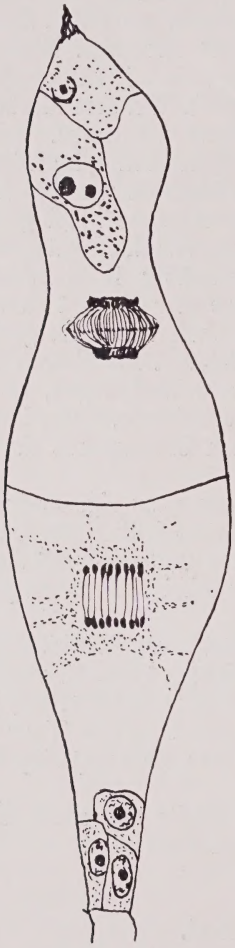


Abb. 263. *Monotropa Hypopitys.* Bildung des Endosperms. Durch mehrmalige Querteilung entsteht zuerst eine Reihe von vier Zellen. Bildung des Endosperms durch sukzessive Zellteilung. Vergr. 600. (Nach Strasburger 1880.)

Abb. 264. *Adoxa moschatellina.* Bildung des Endosperms durch Längsteilung des Embryosackes. Vergr. 270. (Nach Lagerberg 1909.)

in der Längsachse des Embryosackes zusammenfällt, z. B. bei *Adoxa*.

Schnarf (1917) stellt für die zellulare Endospermentwicklung verschiedene Typen, den *Scutellaria*, *Brunella* (der *Galeopsis*-Typus = dem *Brunella*-Typus) und *Stachys*-Typus auf, die sich durch Anlage der zweiten Wand unterscheiden. Glišić (1924) fügt als weiteren noch den *Ramondia*-Typus hinzu.

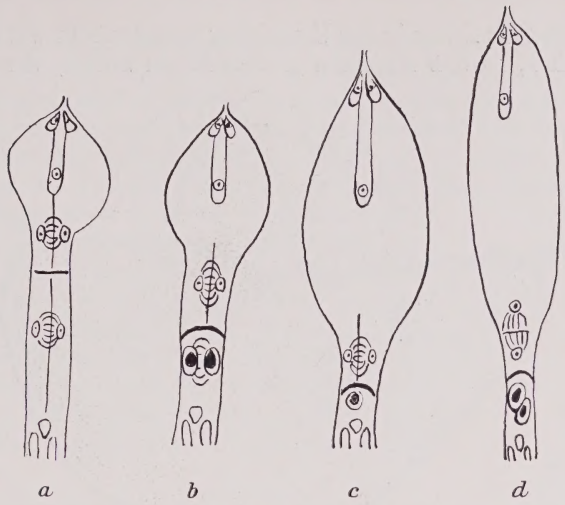


Abb. 265. Schematische Darstellung des ersten Endospermteilungsschrittes bei den *Labiaten*. a *Scutellaria*-Typus. b *Brunella*-Typus. c *Galeopsis*-Typus (dem vorigen gleich, nur teilt sich der Kern des Chalazahaustoriums nach der Teilung des oberen Kerns). d *Stachys*-Typus. (Nach Schnarf 1917.)

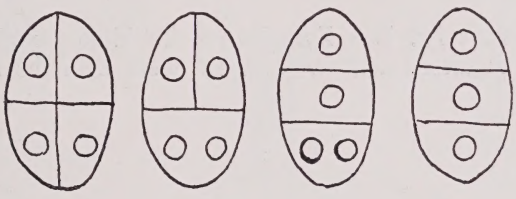


Abb. 266. Verschiedene Typen der zellularen Endospermentwicklung. 1 *Scutellaria*. 2 *Brunella*. 3 *Stachys*. 4 *Ramondia*. (Nach Glišić 1924.)

β) Haustorienbildung.

Während nun in vielen Fällen das zellulare Endosperm undifferenziert bleibt, kommt es in manchen Familien zu einer Vergrößerung der mikropylaren und der chalazalen Zelle; diese Zellen wachsen schlauchförmig in die benachbarten Gewebe hinein und besitzen häufig mehrere Kerne. Die Kerne zeigen als Ausdruck ihrer enorm gesteigerten ernährungsphysiologischen Tätigkeit eine außerordentliche Größe, sie besitzen amöboide Gestalt und eine den physiologisch besonders tätigen Kernen eigentümliche Struktur. Die Vermehrung der Kerne erfolgt durch Mitose, später können dann Kernverschmelzungen und gelegentlich wohl auch Amitosen auftreten.

Als funktionell ähnlich den Endospermhaustorien können wir solche Zellreihen, die dem Nuzellus entstammen, aber ihrem funktionellen Zweck, nämlich der Nahrungszuleitung, besonders angepaßt sind, betrachten. So finden wir z. B. bei *Nelumbo*, daß bald nach der Ausbildung des achtkernigen Embryosackes die Zellen am antipodialen Ende des Embryosackes sich verbreitern und große Zwischenräume bilden. Gewöhnlich zeigt eine einzige Zellreihe einen großen Zytoplasmareichtum; diese Zellreihe dehnt sich weiter in die

Länge, während die Zellen in der Umgebung zuerst größer werden und dann zugrunde gehen, so daß sie einen großen Raum bilden, der mit dünnem

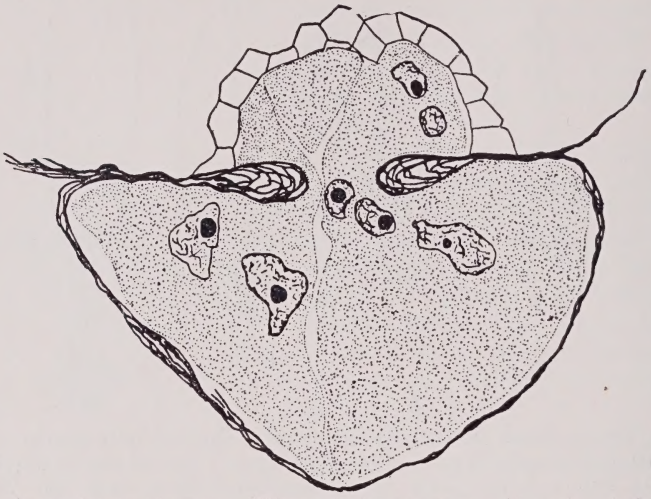


Abb. 267. *Empetrum nigrum.* Mikropylarhaustorium mit noch erhaltenen Zellgrenzen. Die Kerne stark amöboid. Vergr. 300. (Nach Samuelsson.)

Zytoplasma gefüllt ist. Das Zytoplasma des Embryosackes dehnt sich gleichfalls bis zu dieser Zellreihe aus. Da diese Zellreihe bestehen bleibt

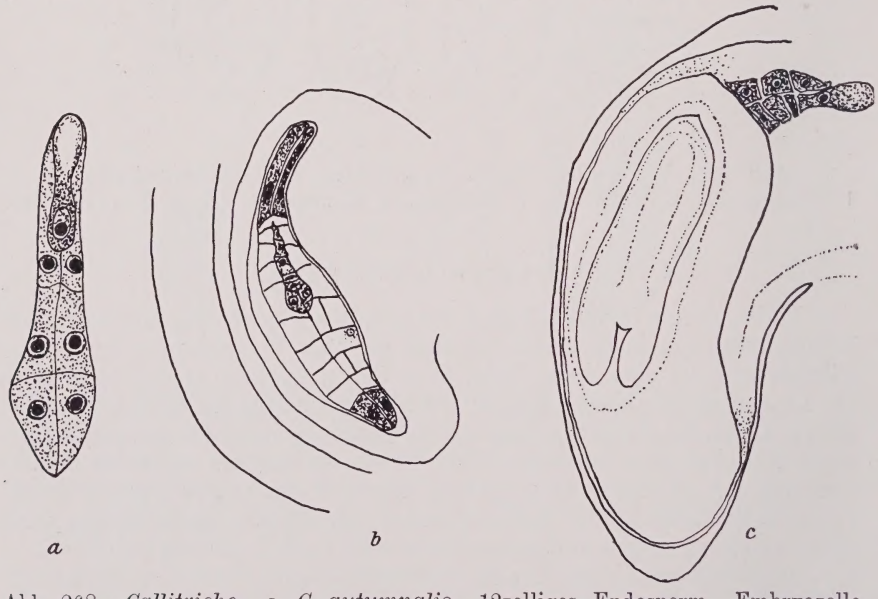


Abb. 268. *Callitriche.* a *C. autumnalis.* 12zelliges Endosperm. Embryozelle lang gestreckt mit Vakuole im oberen Teil. Vergr. 310. b *C. verna.* Beginnende Bildung der Haustorien. Vergr. 170. c *C. autumnalis.* Embryo, Endosperm und Reste des Haustoriums. Vergr. 105. (Nach Jorgensen 1923.)

und reich an Zytoplasma ist, während die ihr anliegenden Zellen verschwinden, so ist anzunehmen, daß sie zur Beförderung von Nährmaterial

dient. Nach der Befruchtung beginnt diese axiale Zellreihe zu degenerieren und verschwindet schließlich ganz. Manchmal bleiben die Kerne dieser Zellreihe jedoch in Tätigkeit und teilen sich; sie legen sich dann später in dem unteren Teil der Zellreihe aneinander, nachdem die Zellwände sich aufgelöst haben.

Einen besonders guten Überblick über die Entwicklung der Haustorien gibt uns die Familie der *Scrophulariaceen*. Ihrer Entwicklung nach sind diese Haustorien einfache Endospermzellen, die bei den ersten Teilungen abgeschnürt werden und schnell ihre Teilungsfähigkeit einbüßen. Bei *Verbascum* (siehe Abb. 270), *Scrophularia* und *Digitalis* finden wir sowohl am oberen, wie am unteren Pol des Embryosackes stets vier Zellen, die aus den ersten Teilungen des Endospermkerns hervorgehen und sich von den übrigen Endospermzellen durch ihre Form und Größe, sowie durch den reichen

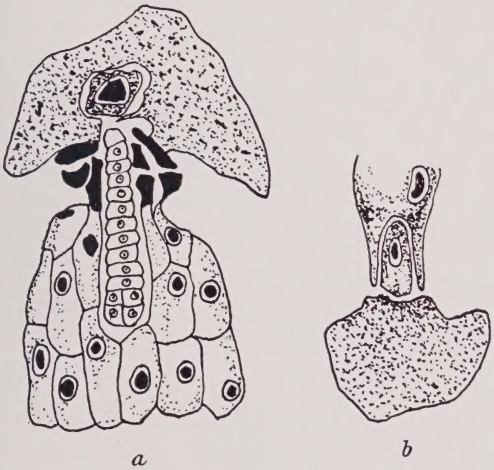


Abb. 269. *Campanula rotundifolia*. a Mikropylteil des Embryosackes mit Mikropylhaustorium. b Chalazahaustorium. (Nach Balicka-Iwanowska 1899.)

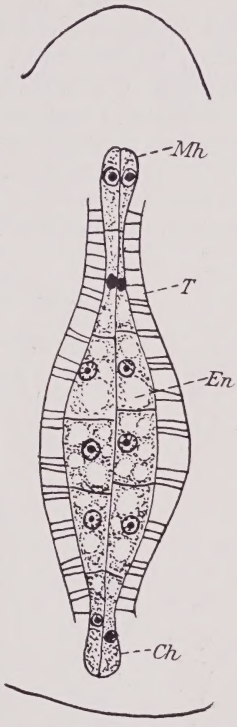


Abb. 270. *Verbascum montanum*. Endosperm mit Haustorien. Vergr. 270. (Nach E. Schmid.)

plasmatischen Inhalt unterscheiden. *Linaria* und *Antirrhinum* entwickeln an Stelle der vier Chalazahaustorialzellen nur noch eine einzige mit meist zwei Kernen; in der Mikropylregion besteht das Haustorium hingegen hier noch aus vier normal großen Zellen. Die stärkste Entwicklung der Haustorien weisen jedoch die Gattungen *Alecterolophus*, *Lathraea*, *Veronica*, *Euphrasia* (siehe Abb. 271), *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia* auf. Während aber bei *Alecterolophus* und teilweise auch bei *Lathraea* an Stelle der vier Mikropylhaustorialzellen nur zwei getreten sind, deren jede zwei Kerne enthält, findet sich bei allen übrigen immer nur eine einzige mit vier Kernen. Diese mehrkernigen zwei- und einzelligen Haustorien sind phylogenetisch von den vierzelligen abzuleiten.

Bemerkt sei noch, daß bei *Loasa tricolor* achtkernige Haustorien beschrieben werden.

Mit der oben mitgeteilten Ansicht über die funktionelle Bedeutung der Haustorien steht allerdings die Meinung anderer Forscher im Widerspruch, die in den Haustorien in erster Linie durch die starke Nahrungszufuhr gebildete Hypertrophien sehen, wie dies z. B. auch bei Pflanzenzellen zu mehrkernigen Riesenzellen führt.

Außer bei den *Scrophulariaceae* sind Endospermhaustorien für die *Labiatae*, *Callitrihaceae*, *Loasaceae*, *Martyniaceae*, *Orobanchaceae*, *Gesneriaceae*, *Pedaliaceae*, *Plantaginaceae* und *Campanulaceae* nachgewiesen. Sehr an die *Scrophulariaceen* erinnern die Befunde bei den *Globulariaceen*, wo das Mikropylhaustorium ebenfalls vier, das Chalazahaustorium zwei oder vier Kerne enthält. Von weiteren Familien mit Haustorien sind noch die *Lobeliaceae* und *Goodeniaceae* zu nennen. Ferner werden Endospermhaustorien beschrieben für die *Lentibulariacaceae* (*Polypompholyx* und *Byblis*), für die *Ericaceen*, *Empetraceen* und *Verbenaceen*.

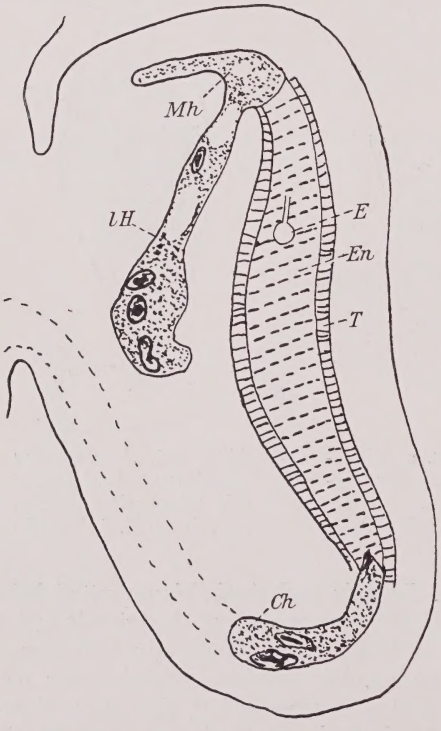


Abb. 271. *Euphrasia Rostkoviana*. Samen in Längsschnitt mit Haustorien. Vergr. 90. (Nach E. Schmid 1906.)

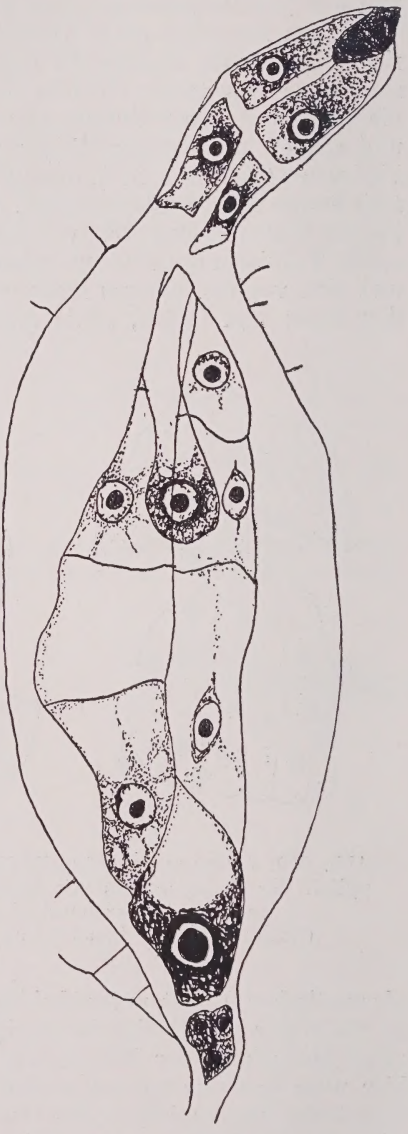


Abb. 272. *Ramondia Nathaliae* Pauč. et Petr. Endosperm- und Haustorienbildung Vergr. 600. (Nach Glišić 1924.)

In einzelnen Fällen ist auch, nachdem bereits die Erwerbung von Mikropylar- und Chalazalhaustorien stattgefunden hatte, eine Progression vom zellularen Endosperm zum nuklearen zu verzeichnen. Bemerkenswert ist dabei, daß dies Verhalten sich z. B. bei einer *Scrophulariacee* findet, die sich sonst einheitlich durch zellulares Endosperm kennzeichnen. So findet bei *Pentastemon secundiflorus* Benth. nach Evans (1919) die Endospermbildung zuerst durch freie Kernteilung statt. Die Kerne wandern an das chalazale Ende des Embryosackes und dann setzt Wandbildung ein; es werden darauf ein Mikropyl- und ein Chalazalhaustorium gebildet. Bei *Pentastemon barbatus* erfolgt nach Dahlgren (1922) im Gegensatz hierzu die Endospermbildung rein nuklear.

Die gleiche Progression finden wir bei den *Balsaminaceae*, z. B. bei *Impatiens amphorata* Edgew., *I. Balsamina* L., *I. Roylei* Walp., *I. parviflora*, *I. Sultani* nach Longo (1907, 1909) und Ottley (1918). Hier findet Zellwandbildung im nuklearen Endosperm zuerst nur in der Mikropylar- und Chalazalregion statt, während das zentral gelegene Endosperm sehr lange im nuklearen Zustande bleibt.

Wir sehen an diesen Fällen sehr deutlich, daß das Endosperm die Entwicklungstendenz hat, aus der zellularen Anlage in die nukleare überzugehen. Gerade der Fall von *Pentastemon* zeigt deutlich, daß selbst in solchen Familien, die sich durch einen ganz spezialisierten Endospermtypus auszeichnen, die Entwicklung durchaus noch nicht vollständig zu Ende geführt ist.

Abb. 273. *Impatiens Roylei* Walp. Mikropylhaustorium. (Nach Longo 1909.)

Phylogenetisch müssen wir durchaus annehmen, daß die Tendenz des Endosperms, die zellulare Anlage zu verlassen, erst relativ spät eingesetzt hat, nachdem gewissermaßen die einzelnen Familien sich bereits zu selbständigen Zweigen des Stammbaums entwickelt hatten.

In einigen Fällen bildet von den zuerst entstandenen zwei Tochterzellen die untere das Endosperm, während die obere in der Regel als

Haustorium funktioniert. So z. B. bei *Loranthus*, *Loasa*, *Hebenstreitia*, *Catalpa*, *Acanthus*, *Verbena*. Letzterem Typus schließt sich *Lamium* am nächsten an. Hier teilt sich jedoch die obere große Zelle noch einmal der Quere nach. Es entstehen somit zwei kleine basale Zellen, welche allein das eigentliche Endosperm bilden.

Im besonderen verläuft hier die Teilung in der Weise, daß der sekundäre Embryosackkern nach der Befruchtung in den unteren Teil des Embryosackes hinabwandert. Diese Lage behält er während der Teilung bei und daher entstehen zwei sehr ungleich große Tochterzellen. Beide Zellen teilen sich noch einmal, und zwar die obere wieder in eine kleine untere und eine große obere. Während in den unteren Endospermzellen fortan immer Zellteilungen stattfinden, erfolgen in der obersten nur einige Kernteilungen und Zellwände werden nicht gebildet.

Abb. 274. *Lamium album*. Endospermbildung. Im unteren Ende des Embryosackes ist ein vielzelliger Endospermkörper gebildet, in den der Embryo auf einem Suspensor hineingewachsen ist. Im oberen Teile des Embryosackes ist ein vielkerniges Endosperm. Vergr. 220. (Nach Soltwedel 1881.)

Anscheinend kommt bei den *Labiaten* auch die Bildung eines chalazalen Haustoriums vor. Wenigstens deutet Ernst in seinem Referat (Zeitschr. f. Bot. 1912) die Befunde von Sharp (1911) bei *Physostegia virginiana* nach dieser Richtung. Bemerkenswert ist ferner, daß bei Apogamie, wenn die Polkerne nicht verschmelzen, an Stelle des zellularen Endosperms zuerst einige freie Kerne gebildet werden, z. B. bei *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1919), *Hieracium aurantiacum* (Schnarf 1919), *Antennaria alpina* (Juel 1900). Es handelt sich hier sichtlich um einen sekundären Vorgang infolge Ausbleibens der Verschmelzung der Polkerne.

Eine Eigentümlichkeit tritt uns ferner noch in den Endospermhaustorien auf, nämlich die Verwandlung von Zystoplasmasträngen in Zellulose. Diese Beobachtung wurde bei *Pedicularis* von Tischler (1899) beschrieben und nachher bei vielen anderen Pflanzen von anderen Forschern bestätigt. Insbesondere berichten z. B. Schmid (1906) und Samuelsson (1913) hierüber.

b) Basalapparat des Endosperms.

Aus dem zellularen Endospermtypus leitet sich durch eine geringe Anzahl von Übergängen der Typus des endospermalen Basalapparates ab. Dieser Typus ist dadurch gekennzeichnet, daß sich nach der ersten Kernteilung des Endospermkerns eine transversale Scheidewand bildet, wodurch der Embryosack bzw. das Endosperm in einen mikropylaren und einen chalazalen Teil gegliedert wird. Während nun im mikropylaren Teil des Endosperms simultane Kernteilung ohne

Wandbildung einsetzt, finden im chalazalen Teil höchstens noch ein oder zwei Kernteilungen statt, fast niemals kommt es zur Ausbildung von Scheidewänden. Die Kerne vergrößern sich außerordentlich und die physiologische Tätigkeit des Basalapparates entspricht sicherlich der eines Haustoriums. Die Endosperme mit Basalapparat bilden ohne Zweifel eine Zwischenstufe zwischen den zellularen und den nuklearen Endospermen.

Einen Übergang zwischen rein zellularen Endospermen und solchen mit Basalapparat bilden *Ceratophyllum* (Strasburger 1902) und einige *Nymphaeaceen*.

Die Endospermbildung von *Ceratophyllum* spielt sich in der Weise ab, daß zuerst durch eine quere Scheidewand der Embryosack in zwei Hälften zerlegt wird. Die zur Chalaza gekehrte Hälfte teilt sich zunächst nicht weiter und ihr Kern legt sich meist, wenn auch nicht immer, den Antipoden

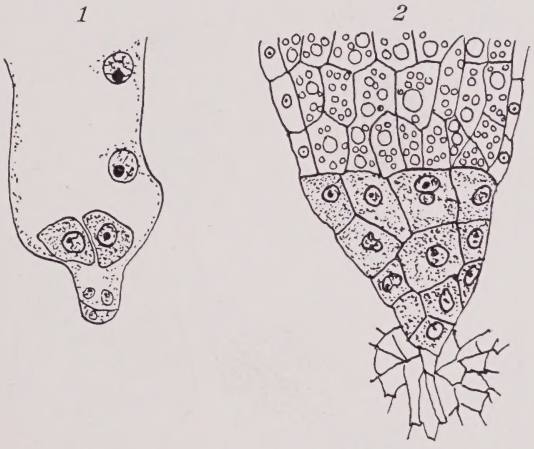


Abb. 275. *Tillandsia usneoides*. 1 erste Teilung des basalen zellularen Endosperms, darüber das nukleare Endosperm. Unten die degenerierenden Antipoden. 2 das großzellige chalazale Endosperm mit großen Kernen, darüber das inzwischen zellig gewordene Endosperm mit Reservestoffen. (Nach Billings 1904.)

an. Die der Mikropyle zugewandte Hälfte zerfällt hingegen sofort durch eine quere Wand wiederum in zwei gleiche Hälften, die sich ähnlich wie zuvor die beiden ersten Hälften des Endosperms verhalten, indem zunächst nur die der Mikropyle nähere die Endospermbildung fortsetzt. Auch in dieser letzteren pflegt sich noch derselbe Vorgang wie in den beiden vorhergehenden Zellgenerationen zu wiederholen, was nach einigen weiteren Teilungsschritten zur Bildung eines kleinzelligen Gewebes im Mikrophylende des Embryosackes führt.

Weitere Übergänge finden wir bei den *Nymphaeaceae*. Hier wird nach Cook (1909) durch die erste Teilung des Endospermkerns eine basale Zelle abgegliedert, die zu einem langen Schlauch auswächst, welcher als Haustorium dient. Die obere Zelle liefert das eigentliche Endosperm. Während nun die Endospermbildung bei *Nymphaea* und *Castalia* zellular erfolgt, also wie bei *Ceratophyllum*, wird bei *Brasenia purpurea* und *Cabomba piauhiensis* ein nukleares Endosperm gebildet. Der Kern des Basalapparates wird sehr groß und degeneriert später.

In den meisten Fällen teilt sich der Kern des Basalapparates nicht weiter. Bei anderen teilt er sich ein- oder ein paarmal, ohne daß jemals Wände zwischen den Kernen entstehen.

Bei einigen anderen (*Saxifraga*-Arten, *Tillandsia* und gewissen *Burmanniaceen*) teilt er sich ebenfalls ein- oder einigemal, aber bei diesen entstehen später Wände. In der anderen größeren Zelle werden im Wand-

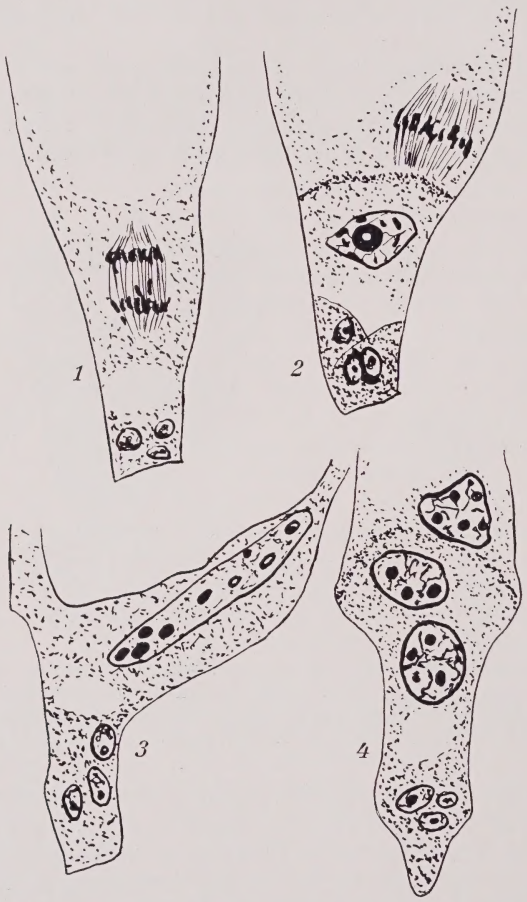


Abb. 276. *Ottelia lancifolia*. Bildung des Endosperms. 1 erste Teilung des Endospermkerns im antipodialen Teile des Embryosackes. 2 Abgrenzung des „Basalapparates". 3 Vergrößerung des Kernes des Basalapparates. 4 Verdoppelung des Kernes des Basalapparates. (Nach Palm 1915.)

plasma zahlreiche freie Kerne gebildet, welche, wenn ein Endospermgewebe überhaupt entsteht, dessen Hauptmasse bilden.

Einen endospermalen Basalapparat finden wir als besondere Eigentümlichkeit bestimmter Reihen von Pflanzenfamilien, z. B. bei den *Helobiae*, *Farinosae* (?), sowie ferner als Kennzeichen mancher Familien, z. B. der *Juncaceae*, *Burmanniaceae*, *Linaceae* usw.

In anderen Familien findet sich zellulares oder nukleares Endosperm

neben Endospermbildung mit Basalapparat, z. B. den *Liliaceae*, *Araceae*, *Saxifragaceae*, *Crassulaceae*, *Borraginaceae*.

Bei den *Prunoideen* wird nach Rühle (1924) ebenfalls ein Basalapparat, der als Haustorium dient, gebildet, doch wird der Basalapparat hier

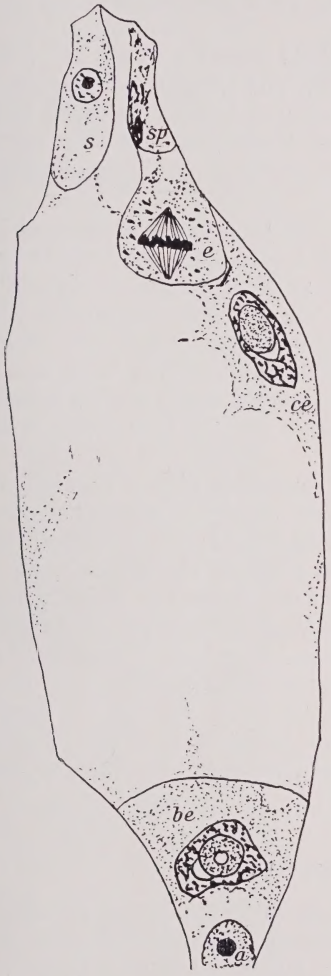


Abb. 277. *Saxifraga granulata.* Kern der Eizelle in Teilung. Embryosackraum in zwei Zellen zerlegt, die Mutterzelle des basalen und des zentralen Endosperms. e = Eizelle, s = Synergide, sp = vom Pollenschlauchinhalt erfüllte Synergide, ce = zentraler Endospermkern, be = basaler Endospermkern, a = Antipoden. Vergr. 650. (Nach Juel 1907.)

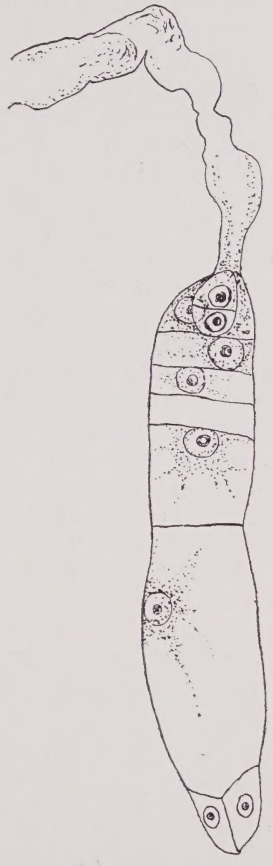


Abb. 278. *Ceratophyllum submersum.* Endospermbildung. Unten zwei Antipoden sichtbar, oben der Embryo und Pollenschlauch. Vergr. 375. (Nach Strasburger 1902.)

nicht durch eine Zellwand abgegrenzt. Zuerst bilden sich einige freie Kerne, von denen einer an das Mikropylarende wandert und hier ein mikropylares nukleares Endosperm bildet, während die anderen freien Kerne ein chalazales nukleares Endosperm entwickeln. Nur in der mikropylaren Kern-

gruppe findet Zellbildung statt, während die chalazale Kerngruppe augenscheinlich als Haustorium funktioniert.

Einen gewissen Übergang von den Endospermen, bei denen eine Zelle am Antipodialende als Haustorium abgegeben wird, zu dem reinnuklearen Endosperm bilden solche Endosperme, bei denen die Kerne in der Antipodialgegend bedeutend vergrößert sind.

So liegt z. B. bei *Spathicarpa sagittaefolia* nach Campbell (1902) eine Gruppe von wenigen sehr großen Zellen mit riesigen Kernen an der Basis des Endosperms und ist scharf getrennt von dem kleinzelligen Endosperm im oberen Teile des Embryosackes. Wahrscheinlich stammt das großzellige Endosperm von dem unteren bei der ersten Teilung des Endospermkerns gebildeten Tochterkern ab.

Ähnlich verhält es sich nach Nèmec (1910) mit der Endospermanlage von *Colutea arborescens*. Hier beginnen nach Beendigung der Kernvermehrung die Kerne in der Chalazalgegend stark zu wachsen und erreichen ungewöhnlich große Dimensionen, während sie im Mikropylarende klein bleiben. Die Segmentierung der vielkernigen Endospermanlage beginnt hier bei dem Mikropylarende und verbreitet sich allmählich kaum auf die Hälfte der Endospermanlage. Zwischen den großen Kernen werden Scheidewände überhaupt nicht gebildet. Der Embryo kommt in das kleinzellige segmentierte Endosperm zu liegen.

Von Modilewski (1911) wird für *Euphorbia virgata* ebenfalls das Vorkommen größerer Kerne am Chalazalende des Endosperms angegeben; diese liegen frei in sehr dichtes Plasma eingebettet; sie verändern ihre Form, zeigen eine erhöhte Färbbarkeit und erhalten eine Gestalt, die sie den Kernen in Haustorienzellen ähnlich macht. Auch bei *Euph. procera* fand Modilewski (1909) eine mächtige Vergrößerung der Endospermkerne im chalazalen Teile des Embryosackes. Vergegenwärtigen wir uns nun, daß nach der Beschreibung Hegelmaiers (1885) bei *Euph. lathyris* ohne Zweifel ein Basalapparat vorhanden ist, während die übrigen *Euphorbia*-Arten rein nukleares Endosperm besitzen, so zeigen uns die Fälle mit vergrößerten Kernen unstreitig den Übergang vom Basalapparat-Endosperm zum nuklearen Endosperm an.

c) Nukleares Endosperm.

Als dritter Typus der Endospermbildung ist endlich jener anzusehen, bei welchem durch Teilung des Endospermkerns bei Ausbleiben einer Zellwandbildung zwei freie Kerne entstehen; die Tochterkerne teilen sich simultan nochmals und so fort, bis zuerst ein protoplasmatischer Wandbelag mit vielen freien Kernen gebildet wird, während in der Mitte eine zentrale Vakuole bleibt.

Nach einiger Zeit bilden sich zwischen den freien Kernen neue Phragmoplasten aus, in denen die Zellwände angelegt werden. In einigen Fällen persistieren auch die Phragmoplasten der Kernteilungen.

Es erfolgt nun durch die Ausbildung der Zellwände die Umgestaltung des nuklearen Endosperms in einen zelligen Gewebekörper. Der nukleare Zustand des Endosperms ist also nur vorübergehend.

Diese Vorgänge der Zellbildung sind von jenen der Zellteilung nicht grundsätzlich verschieden und von der Zweiteilung abzuleiten. Zuerst differenziert sich das Zytoplasma um die Kerne mehr oder weniger deutlich

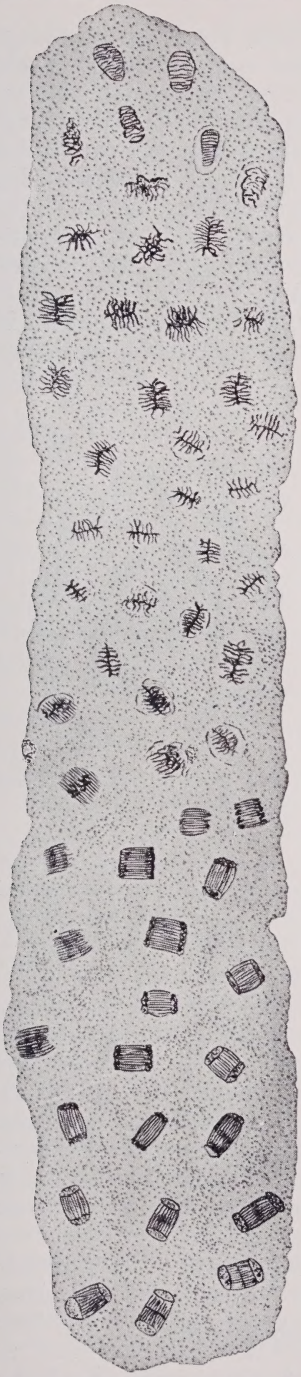


Abb. 279. *Fritillaria imperialis.* Protoplasmatischer Wandbeleg des jungen Embryosacks. Ein Streifen mit den verschiedenen Phasen der Kernteilung, die in bestimmter Richtung vorschreiten. Vergr. 90. (Nach Strasburger.)

in radiale Streifen; hierdurch entstehen Verbindungsfäden, in denen sich Zellplatten bilden. Die strahlenförmige Anordnung des Zytoplasmas um die Kerne im Augenblick der Zellbildung ist bei den *Monokotyledonen* meist nicht scharf ausgeprägt; viel auffallender tritt sie uns bei den *Dikotyledonen*

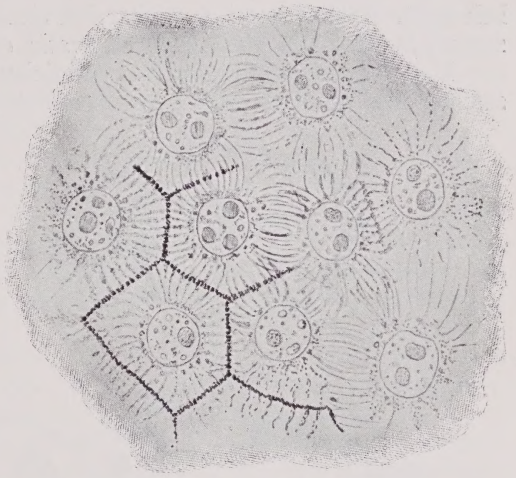


Abb. 280. *Agrimonia Eupatoria.* Teil aus dem Embryosackwandbeleg. Die Kammerung des Synzytiums in Einzelzellen beginnt. Vergr. 540. (Nach Strasburger.)

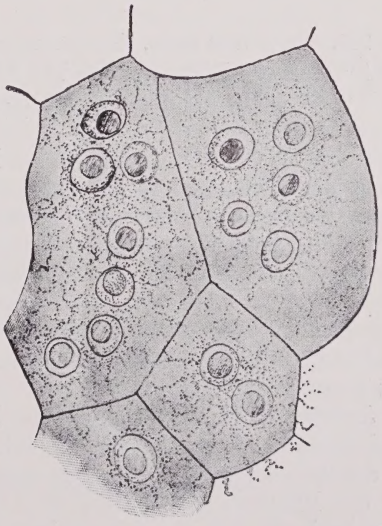


Abb. 281. *Corydalis cava.* Mehrkernige Zelle im Endosperm. Verg. 540. (Nach Strasburger.)

entgegen. Oft kommen mehrere Kerne in eine durch die Zellplattenanlage geschaffene Zelle zu liegen. Diese werden dann entweder durch nachträglich eingeschaltete Zellwände voneinander getrennt oder aber es kommt zu Kernverschmelzungen. Die Fusionskerne zeichnen sich durch bedeutendere Größe aus, auch die zugehörigen Zellen sind wesentlich größer als die, deren Kern nicht durch Verschmelzung entstanden ist. Während das Auftreten von Kernverschmelzungen bei bestimmten Arten zum regelmäßigen Vorkommen gehört, finden sie bei anderen nur gelegentlich statt. Nähere Angaben finden sich im Abschnitt über Kernverschmelzungen S. 102 (siehe auch Abb. 71, *Secale cereale*).

Der Vorgang, wie er soeben beschrieben ist, findet im allgemeinen in solchen Embryosäcken statt, wo der Embryosack nach der Befruchtung

Abb. 282. *Corydalis cava.* Eben verschmolzene Kerne im Endosperm, bei a und b ist die Zahl nur noch bestenfalls an der Zahl der Nukleolen zu erkennen; bei c sind dagegen einzelne Nuklearabschnitte ziemlich scharf abgegrenzt. Vergr. 1100. (Nach Tischler.)

sehr rasch wächst; wo hingegen die Embryosäcke eine langsame und im ganzen nicht bedeutende Größenzunahme zeigen, erfolgt die Endospermbildung meist nach dem ersten Haupttypus, der dadurch gekennzeichnet ist, daß auf jede Kernteilung sofort eine Zellwandbildung erfolgt (Strasburger 1905). Wie bereits hervorgehoben, ist die Entwicklung des Endosperms im allgemeinen von der Verschmelzung des sekundären Embryosackkerns mit dem einen generativen Kern des Pollenkorns abhängig, wobei anzunehmen ist, daß diese Verschmelzung als entwicklungsanregender Reiz dient.

Jedoch ist die Entwicklung des Endosperms auch der experimentell-physiologischen Forschung zugänglich. So konnte Shibata (1902) zeigen, daß der unbefruchtete Endospermkern von *Monotropa uniflora* bei Aufenthalt der Pflanzen im Zimmer oder im Thermostaten sich wiederholt zu teilen beginnt, so daß nach wenigen Tagen ein parthenogenetisches Endospermgewebe zustande kommt. Die Eiapparate und vielfach auch die Antipoden, die dabei früher oder später kollabieren, werden in gelbe, stark lichtbrechende Massen umgewandelt.

Diese spontan eintretenden Teilungen der Zentralkerne finden sich gewöhnlich bei etwa 3—5 % der Samenanlagen. Durch länger fortgesetzte Kultivierung bei 28° oder durch vorherige Behandlung mit osmotischen Lösungen von Traubenzucker, Harnstoff usw. läßt sich jedoch der Prozentsatz auf 6—12 steigern. Die Mitosen zeigen natürlich nur diploide Chromosomenzahlen.

Bei einigen Pflanzen bleibt eine Teilung des Endospermkerns ganz und gar aus. Nicht die kleinste Spur von einem Endosperm kommt zur Entwicklung. Dies gilt von fast allen *Orchideen*, den *Podostemaceen* und vielleicht zufällig von einigen anderen Arten. Die *Orchideen* scheinen von dem nuklearen Typus abzuleiten zu sein. Dies geht aus dem fakultativen Vorkommen von bis vier freien Kernen hervor, welches gelegentlich bei *Cypripedilum parviflorum* beobachtet wurde (P a c e 1907).

Physiologisch gleichwertig mit den Endospermhaustorien sind auch analoge Gebilde, die aus anderen Zellen gebildet werden. Es gehören hierher die Suspensorhaustorien, die wir bereits besprochen haben, ferner die Synergidenhaustorien, die bisher nur bei den *Compositen* bekannt sind. Zuerst wurde dieses bei *Calendula* von T u l a s n e (1855) beschrieben, der jedoch das Haustorium als eine stark vergrößerte Suspensorzelle deutete; H o f m e i s t e r (1858) und B i l l i n g s (1901) erklärten es als Synergidenhaustorium, ebenso C a r a n o (1915). D a h l g r e n (1924) beschreibt Synergidenhaustorien für *Ursinia anthemoides;* bei *Mutisia Candolleana* verlängern sich die Synergiden in die Mikropyle hinein.

Auch der Pollenschlauch kann die Funktion eines Haustoriums übernehmen. So wurde bei *Cucurbita pepo* gefunden, daß der Pollenschlauch nach der Befruchtung bei Vorhandensein von Stärke im Nuzellushals eine Blase bildet, von der sich zahlreiche Haustorien abzweigen.

Ähnliche Verhältnisse finden sich zum Teil bei den *Onagraceen*, besonders bei *Epilobium*. Hier wächst der Pollenschlauch nicht sofort zum Embryosack und verschwindet nach der Befruchtung, sondern er treibt Fortsätze sowohl in die Integumente als in den Nuzellus und bleibt fest mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, ohne zugleich seinen reichen protoplasmatischen Inhalt zu verlieren. Die Pollenschläuche von *Circaea*, *Clarkia* und *Oenothera* verhalten sich nicht ganz so außergewöhnlich wie die von *Epilobium*. In ihrem Verhalten auf dem Wege von der Mikropyle bis zum Embryosack zeigen sie Übergänge von dem Pollenschlauch von *Epilobium* mit seinen gut ausgebildeten Fortsätzen zu *Oenothera biennis*, der gerade und unverdickt zum Embryosack wächst. *Oenothera tetraptera*, *rhizocarpa* und *Lamarckiana* zeigen Ansätze zu der Bildung von Armen. Sie füllen alle Lücken aus und drängen sich zwischen inneres und äußeres Integument. Der Pollenschlauch von *Clarkia* und *Circaea* schwillt nur noch auf dem Nuzellus kugelförmig an. In allen Fällen bleibt die Erhaltung des Pollenschlauches und der Zusammenhang mit dem wachsenden Embryo ein bedeutender Unterschied gegenüber dem normalen Angiospermen-Pollenschlauch.

Entwicklungstendenzen des Endosperms.

Fassen wir zum Schluß die Verwertbarkeit der Endospermbildung für die Systematik ins Auge, so ist noch einmal festzustellen, daß das zellulare („ab initio cellular") Endosperm der primitivste Typus ist, aus welchem sich als Progressionen folgende Haupttypen entwickelt haben:

Zellulares Endosperm mit ungleichmäßiger Kammerung (an der Chalaza größere Zellen), Endosperm mit Basalapparat (im mikropylaren Teil stets nuklear angelegt), nukleares Endosperm mit an der Basis vergrößerten Kernen, nukleares Endosperm mit gleichmäßig großen Kernen. Häufig finden wir bei derselben Familie gleichzeitig den ersten und den letzten Haupttypus; in manchen Reihen finden wir bei den einzelnen Familien alle Typen vertreten. Dies ist ein Zeichen dafür, daß die Differenzierung der abgeleiteten Typen aus dem zellularen Typus relativ spät eingesetzt hat, so daß das Endosperm nur da, wo es einheitlich auftritt, sich phylogenetisch auswerten läßt. Bemerkenswerterweise kommt der zellulare Typus bei den *Monokotyledonen* (vielleicht aber mit Ausnahme der *Spathiflorae?*) nicht mehr vor, während er bei den *Sympetalen* sehr häufig ist. Doch hat sich hier meistens noch ein Endospermhaustorium entwickelt, welches den zellularen Typus zur Voraussetzung hat. Nur bei den *Balsaminaceae* finden wir Endospermhaustorien und gleichzeitig das eigentliche Endosperm nuklear ausgebildet. Es ist klar, daß hier eine weitere Progression vorliegt.

Es wird uns nicht überraschen, daß auch bei den *Compositen* zellulares und nukleares Endosperm nebeneinander vorkommt (vielleicht auch Basalapparat?), da wir eben sehr häufig primitive zytologische Charaktere selbst bei den höchstdifferenzierten Familien erhalten finden, so z. B. bei den *Compositen* außerdem noch die Anlage und teilweise Weiterentwicklung eines vielzelligen Archespors. Alle Erfahrungen in der Zytologie deuten darauf hin, daß unsere jetzt bekannten Pflanzen nur die Endglieder großer Entwicklungsreihen darstellen, deren Entwicklung gerade in zytologischer Beziehung durchaus nicht abgeschlossen ist. Wir können daher mit unseren heutigen Pflanzenfamilien keinen m o n o phyletischen Stammbaum konstruieren, sondern nur einen p o l y phyletischen, in dessen verschiedenen Zweigen sich gleiche Entwicklungstendenzen geltend machen.

Die Bedeutung der Zytologie für die Systematik.

Die systematische Verwertbarkeit der Chromosomenzahl.

Während bei den Kryptogamen unterschiedslos die Haploid- und die Diploidgeneration für die Zwecke der Systematik herangezogen wird, gründet sich die systematische Bearbeitung der Phanerogamen ausschließlich auf die Merkmale der Diploidgeneration. Der Grund für diese verschiedenartige Heranziehung der Haploid- und Diploidgeneration liegt nun keineswegs in einer verschiedenen Bewertung, da man bei Bearbeitung der Kryptogamen in den meisten Fällen sich wohl kaum bewußt war, ob es sich um die eine oder die andere Phase handelte, sondern darin, daß die Kryptogamen in ihrer überwiegenden Mehrheit ein Gebiet der mikroskopischen Forschung darstellen und beide unabhängig von einander lebenden Generationen in gleicher Weise der mikroskopischen Bearbeitung zugängig sind. Bei den Phanerogamen ist die Systematik in erster Linie auf makroskopische Kennzeichen eingestellt. Die Untersuchung der Haploidgeneration, welche kein selbständiges Dasein mehr führt und daher nicht in die Augen fällt, verlangt sehr feine mikrotechnische Methoden und ist endlich auf die Untersuchung lebend fixierten Materials angewiesen. Es muß ferner hervorgehoben werden, daß die Bezeichnung Haploid- und

Diploidgeneration für unsere Betrachtungen nicht immer zutreffend ist, denn für die vergleichende Entwicklungsgeschichte bleibt z. B. Embryosack stets Embryosack, ob er nun mit der haploiden oder bei apogamen Arten mit der diploiden Chromosomenzahl in den Kernen ausgestattet ist. Ebenso werden wir das Endosperm zu der „Haploidgeneration" rechnen, obwohl es diploid, triploid oder polyploid ist.

Im Prinzip besitzen natürlich die Kennzeichen der Haploidgeneration den gleichen Wert wie die der Diploidgeneration, ja sie können, da sie von der Umwelt weniger beeinflußt werden, ihren Typus häufig besser erhalten. Dies kommt vor allem darin zum Ausdruck, daß die Entwicklung der Haploidgeneration viel weniger bei den einzelnen Arten einer Familie variiert als die Diploidgeneration. Daher genügen oft Untersuchungen an sehr wenigen Arten, um die Kennzeichen der Haploidgeneration einer Familie festzustellen. Mögen auch die einzelnen Arten einer Familie in der Haploidgeneration immerhin etwas variieren, so läßt sich doch der Charakter der Familie für die Haploidgeneration gut festlegen. Daher kann die Haploidgeneration natürliche Verwandtschaftsverhältnisse der Familien oft besser erkennen lassen als die Diploidgeneration. Doch muß man anderseits stets dessen eingedenk sein, daß auch die Haploidgeneration nur ein Teilgebiet der Forschung für die Systematik darstellt, daß man also nicht auf Grund alleiniger zytologischer Untersuchungen Systematik treiben kann.

Gehen wir nunmehr dazu über, die für die Systematik wichtigen Ergebnisse der Zytologie zu besprechen, so werden wir zweckmäßig mit der Bewertung der Chromosomenzahl beginnen. Allerdings ist hierbei zu berücksichtigen, daß manche Angaben sicher revisionsbedürftig sind.

Bei den Gymnospermen finden wir durchgehends mit sehr seltenen Ausnahmen, die einer Nachuntersuchung wert wären, die Haploidzahl 12. Möglicherweise deutet die Übereinstimmung der Chromosomenzahl darauf hin, daß sich die Gymnospermen gegenwärtig kaum in einer „Periode der Artbildung" befinden, während, wie wir noch sehen werden, Gruppen mit sehr variabler Chromosomenzahl ganz besonders Mutationsbildung zeigen.

Bei den *Monokotyledonen* finden wir sehr häufig die Haploidzahl 6 und ihr Vielfaches sowie die Zahl 8. Dabei zeigt sich gerade bei unseren Kulturgewächsen, z. B. *Mais*, *Avena*, *Triticum* und *Hyacinthus* aber auch bei den *Cyperaceen* und *Orchidaceen* eine auffallende Variabilität der Chromosomenzahlen. Wir finden, daß in einer Familie die verschiedensten Chromosomenzahlen vorkommen, daß die Gattungen, ja die Varietäten einer Gattung sich durchaus nicht einheitlich verhalten.

Die gleiche Verschiedenheit in der Zahl der Chromosomen einer Gattung tritt uns auch bei den *Dikotyledonen* entgegen. So kennen wir z. B. *Crepis*-Arten mit 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 und 21 Chromosomen. In anderen Fällen allerdings scheinen für bestimmte Familien die Chromosomenzahlen konstant zu sein, z. B. für die *Chenopodiaceen* 9 bzw. 18 (ausgenommen *Spinacia* = 6), viele Familien 12, die *Caprifoliaceen* und *Adoxaceen* 18 usw. Jedenfalls finden wir durchaus keine Regelmäßigkeit und müssen feststellen, daß sich die Zahl der Chromosomen nach unseren heutigen Kenntnissen zu breiteren phylogenetischen Deduktionen nicht verwenden läßt. Tischler (1916) stellt sich daher auf den Standpunkt: „Also mit dem Anschneiden der großen phylogenetischen Probleme auf der Basis der Chromosomenuntersuchungen ist es wohl noch zu früh. Wohl

aber meine ich, daß wir auch jetzt schon die Chromosomenzahlen verwerten können, wenn wir die Gattungen oder gar die Spezies mit verschiedenen Zahlen ins Auge fassen."

Einer Veröffentlichung von Heilborn (1924) entnehme ich folgende Zusammenstellung:

Bei *Triticum* fanden Sakamura (1918, 1920) und Sax (1921, 1922) eine Art mit 14 Chromosomen (2 x), vier Arten mit 28 und drei mit 42 Chromosomen. Die Art mit 14 Chromosomen ist das Einkorn *Tr. monoconum*, die vier Arten mit 28 Chromosomen gehören zu den *Emmerweizen*-Arten und die drei Arten mit 42 Chromosomen (unter ihnen *Tr. vulgare*) gehören zu den *Speltweizen*-Arten. Hieraus schließen Sakamura und Sax, daß die einkörnigen *Weizen* die primitivsten sind, aus denen dann *Emmer-* und *Speltweizen* entstanden sind, eine Anschauung, die sich ganz mit der anderer Forscher, die durch ihre morphologischen, serologischen, Fertilitäts- usw. Studien zu einem Urteil gelangt sind, deckt.

Marchal (1920) untersuchte *Campanula* und fand in der Sektion *Medium* fünfzehn Arten mit 17 Chromosomen (x), zwei Arten mit 34 und eine mit 51 Chromosomen, folglich achtzehn Arten mit x = 17 oder einem Vielfachen dieser Zahl, während eine Art mit der abweichenden Chromosomenzahl x = 10 gefunden wurde. Anderseits zeigten von sieben Arten der Sektion *Rapunculus* drei x = 8, zwei x = 10, eine x = 13 und eine x = 17 Chromosomen. Diese Sektion ist aber wenig gleichartig und wahrscheinlich primitiver.

Bei *Primula* fanden Marchal und andere Autoren (vgl. Marchal 1920 und Dahlgren 1916) vier Arten oder Rassen mit x = 9 und 18 in der Sektion *Floribundae*, zwei Arten mit x = 9 und 11 in der Sektion *Farinosae*, vier Arten oder Rassen mit x = 12 und 24 in der Sektion *Sinenses* und eine Art mit x = 27 in der Sektion *Auriculae*. Bei *Lactuca* fand Ishikawa (1921) eine sehr interessante Verteilung der Chromosomenzahlen bei den verschiedenen Untergattungen. Fünf Arten von der Untergattung *Lactuca* im engeren Sinne hatten 9 Chromosomen (x), vier von der Untergattung *Crepidiastrum* hatten 5 und drei von *Paraixeris* hatten 5, während neun von *Ixeris* die Zahlen 7, 8, 12, 16 und 24 zeigten. Das Aussehen der Chromosomen selbst war bei den verschiedenen Gruppen etwas verschieden. Bei *Rosa* stellte Täckholm (1920, 1922) fest, daß alle zur Sektion *Caninae* gehörigen Arten (57 Arten, Unterarten und Varietäten dieser Sektion wurden untersucht) apomiktische Bastarde waren mit 7 bivalenten und 14, 21 oder 28 univalenten Chromosomen, während die zu den anderen Sektionen gehörigen Arten keine Bastarde sind und die Haploidzahlen 7, 14, 21 oder 28 haben. Einige der letztgenannten Sektionen haben Arten mit nur 7 oder nur 14 Chromosomen, andere enthalten Arten mit 7 sowie mit 14 Chromosomen und die *Cinnamomeae* bestehen aus Arten mit 7, 14, 21 und 28 Chromosomen. Die Feststellung dürfte interessant sein, daß unter den Sektionen mit 7 Chromosomen einige monotypische oder sehr kleine asiatische Gruppen sich finden, ebenso wie die große besonders in Asien und den Subtropen weitzerstreute Sektion *Systylae*, während die hohen Chromosomenzahlen auf die große, zirkumpolare Sektion *Cinnamomeae* beschränkt sind.

Bei *Viola* hat nach Miyaji (1913) und Marchal (1920) eine Art der Untergattung *Dischidium* x = 6, während sieben Arten der Untergattung *Nominium* x = 10, 12, 24 und 36 besitzen.

Nach den Untersuchungen von Jørgenssen (1923) kommt *Callitriche stagnalis* in Dänemark in 2 Rassen vor, mit 5 und 10 Haploidchromosomen, doch ist letztere keine *Gigas*-Rasse. *Callitriche verna* hat 10 und *C. hamulata* 19 Chromosomen. Die Systematiker haben die drei genannten Spezies in ein und dieselbe Sektion der *Callitrichaceen* gestellt, nämlich zu „*Eucallitriche*". Gesondert von ihr steht „*Pseudocallitriche*" mit den beiden Spezies *C. autumnalis* und *C. truncata*. Die erstere von beiden, die allein zur Untersuchung zur Verfügung stand, zeigte 3 Chromosomen, also eine ganz abweichende Zahl.

Für die Gattung *Senecio* gibt Afzelius (1924) folgende Haploidzahlen an: Sektion *Annui* 5 und 10, Subsektion *Obejacoideae* 10, Subsektion *Obejaceae* 20, Sektion *Jacobaea* 20, Sektion *Crociseris* 20, Sektion *Ecalyculati* 20, Sektion *Tephrosoris* 24, Sektion *Pericallis* 30, bei der Gattung *Ligularia* fand sich so gut wie stets die Haploidzahl 30 (einmal 29).

Bei manchen Pflanzenarten sind ferner die Chromosomenzahlen festgestellt worden, ohne daß die Autoren hieraus Schlüsse für die Systematik zogen, so z. B. bei *Chrysanthemum* (Tahara 1915 und 1921). Heilborn (1924) stellt nun fest, daß zwei Arten der Sektion *Pinardia* x = 9, eine der Sektion *Ismelia* x = 9, eine der Sektion *Coleostephus* x = 9, während eine Anzahl Arten der Sektion *Pyrethrum* x = 9, 18, 27, 36 und 45 haben. Hieraus erscheint es verständlich, daß die drei ersterwähnten kleinen Sektionen in ihrer Chromosomenzahl einheitlicher sind, als die sehr große Sektion *Pyrethrum*.

Es ist noch anzufügen, daß Winge (1917) die Meinung ausdrückte, daß alle *Anthemideae* der Familie der *Compositen* als Chromosomenzahlen 9 oder deren Vielfaches, hingegen die *Heliantheae* 8 oder deren Vielfaches hätten. Doch dürfte das bisherige Material für eine solche Schlußfolgerung noch nicht ausreichen.

Für *Carex* kommt Heilborn (1924) zu folgendem Schluß: Die Chromosomenzahl einer Art ist stets gleich, unabhängig von ihrem Fundort. Arten, die zu derselben Sektion gehören, haben die gleiche Chromosomenzahl. Gruppen von nebeneinanderliegenden Chromosomenzahlen erhält man, wenn man die Arten nach ihrer Verwandtschaft anordnet. Da dies Verhalten in allen bisher untersuchten Fällen sich zeigte, kann man daraus die Folgerung ziehen, daß die Chromosomenzahlen einer Gruppe verwandter Arten geschätzt werden können, wenn die Chromosomenzahl einer Art der Gruppe bekannt ist.

Die Chromosomenzahl spielt bei der Erforschung der Phylogenie des Genus *Carex* eine wichtige Rolle. Die phylogenetischen Entwicklungsgänge müssen von Gruppen mit kleinen Chromosomenzahlen zu solchen mit höheren führen. Es scheint, daß die *Montanae* (x = 9, 15, 19) und *Paniceae* (x = 16) die primitivsten bisher untersuchten Sektionen sind. Wahrscheinlich sind die *Acutae* (x = 35, 37, 40, 42) aus den *Atratae* (x = 27, 28, ca. 37) entstanden. Es scheint, als ob man folgende phylogenetische Reihe, die sich durch große Unterschiede in der Chromosomengröße kennzeichnet, aufstellen müßte: *Paniceae* → *Trachychlaenae* → *Atratae* → *Acutae*. Die folgenden Sektionen, die augenscheinlich einen natürlichen Stamm bilden, sind jung: *Pseudocypereae*, *Physocarpae*, *Paludosae* und *Hirtae*.

Vignea wird von den Systematikern als ein gleichmäßigeres Subgenus angesehen als *Eucarex*. Dies bestätigt sich in den Chromosomenzahlen, die

weniger variabel zu sein scheinen, als bei *Eucarex*. *Vignea* scheint ein Subgenus von geringem Alter zu sein.

Die Chromosomenzahlen zeigen ferner, daß die *Dioicae* und *Petraeae* keine sehr primitive Gruppe darstellen können.

D e l a u n a y (1923) zeigte endlich an *Muscari*- und *Bellevalia*-Arten, wie sich die Chromosomenzahlen bei nahestehenden Arten voneinander ableiten lassen und ist der Überzeugung, daß sich die Chromosomenzahl sehr gut systematisch verwenden läßt; er unterscheidet daher die Arten nach ihrem „Karyotypus".

Wir sehen jedenfalls aus diesen Darlegungen, daß zurzeit noch eine rege Variation der Chromosomenzahl erfolgt, und daß diese daher zwar nicht für die Verwandtschaft größerer Gruppen, aber vor allem innerhalb der Gattungen von systematischer Bedeutung ist.

Wenden wir uns nunmehr zum männlichen Gametophyten.

Die systematische Verwertbarkeit des männlichen Gametophyten.

Ganz unzweifelhaft können wir die Zellen bzw. Kerne des Pollenkorns der Angiospermen von denen der Gymnospermen ableiten oder sagen wir besser in Parallele stellen.

Gehen wir daher zunächst über zum Pollen der Gymnospermen.

Von systematischer Bedeutung ist zunächst die Anlage der Zellplatte in der Sporentetrade. Bei den *Cycadeen* haben wir noch den primitiveren Typus der sukzedanen Zellwandbildung, bei den *Ginkgoales*, *Coniferen* (ausgenommen *Taxus*) und *Gnetales* ist der simultane Typus vorhanden.

Ein sehr charakteristisches Merkmal ist ferner die Bildung von Spermatozoiden bei den *Cycadales* und *Ginkgoales*, während bei den *Coniferen* und *Gnetales* nur Spermazellen oder Spermakerne gebildet werden. Bei den Spermatozoiden ist die Anzahl der Windungen des Zilienkranzes von systematischer Bedeutung.

Einzig dastehend ist die Bildung von etwa zehn Antheridiummutterzellen und infolgedessen von etwa zwanzig Spermatozoiden bei *Microcycas calocoma*, worin wir einen sehr primitiven Typus sehen müssen.

Von allergrößter Bedeutung für die Systematik ist die Bildung eines Pollenschlauches, nach welchem man ja die Gymnospermen und Angiospermen als Siphonogamen zusammenfaßt. Während nun der Pollenschlauch bei den *Cycadales* und *Ginkgoales* als Haustorium ausgebildet ist, dient er bei den anderen Gymnospermen sowie den Angiospermen zum Transport der Kerne.

Bei den *Podocarpoideae*, *Phyllocladoideae* und *Araucarieae* finden wir eine sekundäre Vermehrung der Prothalliumkerne im Pollenkorn, bei anderen Gruppen sind die Prothalliumzellen weitgehendst reduziert.

Systematisch gut verwertbar ist ferner einesteils die Bildung von Spermazellen, anderseits die von nackten Spermakernen, ferner die Funktionstüchtigkeit entweder beider Spermazellen bzw. beider Spermakerne, oder nur einer der beiden Spermazellen bzw. Spermakerne. So funktioniert nur die größere der beiden ungleichen Sperma z e l l e n bei den *Phyllocladoideae*, nur einer der beiden Sperma k e r n e bei den *Araucarieae* und *Abieteae*.

Endlich ist noch als wichtige Progression hervorzuheben die Teilung der Antheridiummutterzelle vor der Keimung des Pollenschlauches, wie

wir dies bei *Ephedra* finden; die gleiche Tendenz wird uns in noch viel ausgeprägterem Maße bei den Angiospermen entgegentreten, wo sie ebenfalls systematisch sehr wertvoll ist.

Wir kommen nunmehr zur männlichen Haploidgeneration der Angiospermen.

Wir wollen hier die Tapetenzellen, obwohl sie zur diploiden Generation gehören, mit in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, da sie ja häufig ihre Selbständigkeit aufgeben und mit den jungen Pollen ein zusammenhängendes „Gewebe" bilden. Die Tapetenzellen enthalten fast immer zwei und mehr Kerne, die durch Mitose entstanden sind. Bei der Entwicklung des Pollens gehen sie entweder durch Desorganisation zugrunde oder sie bilden zuerst ein Periplasmodium.

Als Periplasmodium bezeichnen wir das Synzytium, welches aus den Tapetenzellen der Antheren durch Auflösung der Zellwände entsteht und die Aufgabe hat, zur Ernährung der jungen Pollenkörner beizutragen.

Auf die Wichtigkeit des Periplasmodiums hat vor allem Tischler (1914) aufmerksam gemacht: „Wenn wir sehen, daß ein bestimmtes morphologisches Merkmal wie die Periplasmodiumbildung, die im allgemeinen in typischer Form sich selten zu finden scheint, bei gewissen, auch sonst schon als zusammengehörig erkannten Familien sich konstant oder doch in sehr vielen ihrer Vertreter zeigt, so haben wir wohl ein Recht, auf eben dieses „Merkmal" die Systematiker aufmerksam zu machen."

Tischler zeigte ferner, daß im Gegensatz zu der weitverbreiteten Anschauung, daß das Einwandern des Inhaltes der Tapetenzellen zwischen die Mikrosporen der Angiospermen oder deren Mutterzellen mit echter „Periplasmodiumbildung" direkt zu identifizieren sei, daß von einer solchen nach den vorliegenden Literaturangaben nur bei Vertretern der *Spathiflorae* und *Helobiae* gesprochen werden dürfe. Er selbst fügte als Beispiel für Pflanzenfamilien mit Periplasmodiumbildung die Familie der *Commelinaceen* hinzu, von der *Commelina coelestis*, *Tradescantia fluminensis* und *virginica* sowie *Rhoeo discolor* eingehend untersucht wurden.

Bei den genannten Spezies werden bereits während der Synapsis der Pollenmutterzellkerne die Wände der Tapetenzellen gelöst; während der Tetradenteilung erfolgt das Einwandern ihres Inhaltes ins Pollenfach unter Bildung eines Plasmodiums, das eine morphologische und ernährungsphysiologische Einheit darstellt. Die Kerne dieses Plasmodiums erfahren dabei starke Veränderungen in Form und Struktur, die auf Stoffwechselvorgänge schließen lassen, wie wir sie für „drüsige" Gewebe annehmen. Eine Vermehrung der Kerne dürfte nicht mehr vorgenommen werden, eine Fusion zweier zu einem nur ausnahmsweise vorkommen. Das fertige Plasmodium, das den Zwischenraum zwischen den jungen Pollenkörnern lückenlos ausfüllt, hat in seinem Plasma gegen vorher ein etwas verändertes Aussehen. Auch die Kerne haben jetzt die Struktur von Ruhekernen angenommen. Mit dem weiteren Wachstum der Pollenkörner geht eine allmähliche Resorption des Plasmodiums Hand in Hand. In den reifen Antheren sieht man keine Spur mehr davon.

Tischler zieht eine scharfe Trennung bei den Pflanzen, bei denen ähnliche Vorgänge beschrieben sind, die aber seiner Ansicht nach auf aktive Lebensäußerungen kaum zurückgeführt werden können. Das Plasma aus den an der Peripherie des Pollenfaches „degenerierenden" Tapetenzellen

gelangt zwar auch zwischen die Pollenkörner, aber sehr spät und unregelmäßig. Die Kerne zeigen selbst in den wenigen Fällen, in denen sie noch als morphologische Einheiten unterscheidbar sind, Zeichen von Verfall. Die starke Chromatinarmut läßt sie z. B. meist, nicht immer, vom Plasma tinktionell sich nicht mehr unterscheiden. Als typischen Fall dieser Art führt Tischler die *Composite Silphium perfoliatum* an.

Anderseits findet Tischler selbst auch bei den *Helobiae* Abweichungen von dem typischen Charakter des Periplasmodiums. So verhielten sich von den untersuchten *Helobiae Aponogeton distachys*, *Butomus umbellatus* und *Potamogeton natans* wie die bereits erwähnten Gattungen, d. h. sie haben ein typisches kernreiches einheitliches Periplasmodium. Bei *Alisma Plantago* scheint es dazu nicht zu kommen, denn auch zur Zeit, in der die jungen Pollenkörner bereits fertig sind, ließen sich die Plasmainhalte der einzelnen Tapetenzellen noch als gesonderte Zellen unterscheiden. Doch sprechen die in den Einzellplasmodien vorhandenen chromatinreichen Kerne, deren Struktur ganz denen der übrigen *Helobiae* gleicht, für einen nahen Anschluß dieser abweichenden Gattung an die anderen *Helobiae*.

Sparganium ramosum besitzt gleichfalls Plasmamassen zwischen den Pollenkörnern, die aus dem Tapetum herstammen. Aber die Kerne zeigen keine Anzeichen einer besonderen Aktivität. Schon vor dem Einwandern verraten sie vielmehr alle Merkmale einer Degeneration. Nach Tischler kann die genannte *Typhacee* vielleicht ein Zwischenglied zwischen den *Helobiae* und *Commelinaceae* einerseits und den übrigen Arten mit plasmodiumähnlichem Tapetum anderseits darstellen.

Die Periplasmodiumbildung läßt sich nach Tischler aller Wahrscheinlichkeit nach wenigstens für die *Monokotylen* systematisch verwerten.

Über das Periplasmodium in den Antheren der *Dikotyledonen* liegen Untersuchungen von Juel (1915) vor. Dieser Autor macht besonders darauf aufmerksam, daß die Vorgänge, die sich bei der Auflösung der Tapetenschicht in den Pollensäcken der Angiospermen abspielen, ziemlich verschiedenartig sein können. Als extreme Fälle können betrachtet werden: einerseits die Periplasmodiumbildung, anderseits die Entleerung der Tapetenzellen ohne vorhergehende Wandauflösung oder Gestaltveränderung. Zwischen diesen Extremen gibt es aber einige Zwischenstufen. Ein Periplasmodium wird nach Juel bei folgenden *Dikotyledonen* gebildet: *Lavatera*, *Cobaea*, *Lonicera*, *Valeriana* und *Knautia*. Bei der letzteren Gattung ist es vielleicht nicht ganz typisch, weil die Grenzlinien zwischen den einzelnen Zellen nie gänzlich verwischt zu werden scheinen.

Bei *Lavatera* konzentriert sich das Plasma um die einzelnen Pollenkörner, dazwischen treten Lücken im Periplasmodium auf, bei den übrigen Pflanzen füllt das Plasmodium den ganzen Raum aus.

Bei *Doronicum* verhalten sich die Tapetenzellen ganz so, als wenn ein Periplasmodium gebildet werden sollte, die Tapetenzellen behalten aber bis zum Ende ihre volle Selbständigkeit.

Galium zeigt auch anscheinend Vorbereitungen zur Periplasmodiumbildung. Nach erfolgter Wandauflösung treiben die Tapetenzellen pseudopodienartige Fortsätze zwischen die Pollenkörner hinein. Ob sie in dieser Weise einen Teil ihres Plasmas abstoßen, konnte nicht ermittelt werden. Der Prozeß wird dann rückgängig gemacht, die Tapetenzellen sinken zusammen und werden in gewöhnlicher Art entleert.

Bei *Arabis* bleiben die Tapetenzellen lange unverändert. Erst in einem sehr späten Stadium werden die Zellwände aufgelöst und die Plasmen fließen zu einem den Pollensackraum ausfüllenden Plasmakörper zusammen, in welchem aber die Kerne schon degeneriert sind.

Auch bei *Linum* findet in einem sehr späten Stadium eine Wandauflösung der Tapetenzellen statt, die Desorganisation des Zellinhaltes tritt aber dabei sofort ein, so daß kein Plasmodium gebildet wird.

Auch J u e l hält das Verhalten der Tapetenzellen für systematisch verwertbar. Nach seiner Meinung ist es wahrscheinlich, daß gewisse natürliche Abteilungen der Angiospermen sich durch Periplasmodiumbildung in den Pollensäcken auszeichnen. Ein Beispiel hierfür liefern ihm die *Rubiales*, denn Repräsentanten von vier Familien dieser Ordnung, *Rubiaceae*, *Caprifoliaceae*, *Valerianaceae* und *Dipsacaceae*, haben Periplasmodien oder zeigen Veränderungen in dem Tapetum, die daran erinnern.

Anderseits ist es auffallend, daß in mehreren Fällen mehr oder weniger verwandte Typen ein entgegengesetztes Verhalten der Tapetenzellen zeigen. Als Beispiele hierfür können die *Polemoniaceae* (*Cobaea* und *Polemonium*) und *Caprifoliaceae* (*Lonicera*, *Viburnum*) hervorgehoben werden.

Unter den *Geraniales* finden wir Periplasmodiumbildung nach S c h ü r h o f f (1924) nur bei den *Geraniaceen*.

Wir haben bereits erörtert, daß das Periplasmodium gegenüber den intakt bleibenden Tapetenzellen eine Progression darstellt und werden es daher verstehen, daß so häufig das Merkmal des Periplasmodiums mit dem der Dreikernigkeit der Pollenkörner, auf welches wir noch zu sprechen kommen, verknüpft ist.

Das Periplasmodium scheint eine relative Neuerwerbung bei den Angiospermen zu sein; infolgedessen finden wir häufig Übergänge zwischen dem Einwandern ganzer Tapetenzellen und der Bildung von vielkernigen Periplasmodien. Je jünger ferner die Bildung eines Plasmodiums ist, umso später wird sie bei der Mikrosporenentwicklung in die Erscheinung treten, und umso kürzer ist natürlich der Bestand des Periplasmodiums. Da es sich aber ohne Zweifel um eine für die Pflanze sehr vorteilhafte Progression handelt, wird die Periplasmodiumbildung weiter ausgebaut und auch in frühere Stadien der Mikrosporenentwicklung verlegt. Wir sehen auch hier wieder, daß die Progression in dem Übergang vom zellularen Stadium in das nukleare liegt. Da z. B. diese Progression in sehr verschiedenen Familien auftritt, und sich demgemäß noch nicht in allen Fällen zum rein nuklearen Plasmodium entwickelt hat, sondern die verschiedensten Übergänge aufweist, scheint mir eine strenge Trennung zwischen zellulärem und nuklearem Periplasmodiumtypus nicht angebracht zu sein. Ich möchte daher auch solche Bildungen, bei denen Zellwände mehr oder minder erhalten bleiben, die Tapetenzellen aber ihren „Tapetumcharakter" aufgeben und ins Pollenfach einwandern, zu den Periplasmodien rechnen.

Unter den systematisch wichtigen Merkmalen der männlichen Haploidgeneration spielt die Tetradenteilung eine Hauptrolle. Wir unterscheiden hier die sukzedane Zellwandbildung, bei der auf die Kernteilung sofort die Zellteilung nachfolgt, und die simultane Zellwandbildung, wenn erst nach der zweiten Teilung für alle vier Kerne gleichzeitig die Zellwände abgegrenzt werden. Der erstere Typus kommt in weitaus überwiegender Zahl bei den *Monokotyledonen* vor, so daß man ihn deshalb kurz als *Monokotyledonen-*

Typus bezeichnet hat, während der andere bei den *Dikotyledonen* die allgemeine Regel bildet.

Schon aus diesen Bezeichnungen ist zu ersehen, daß die Tetradenteilung ein systematisch wertvolles Merkmal ist. Noch besser ist dies aus einigen Ausnahmefällen zu ersehen.

Zuerst bedarf es der Feststellung, welcher Typ der ursprünglichere ist, und hier möchte ich die sukzedane Zellwandbildung aus den gleichen Gründen für primitiver ansehen, die uns nötigen, den zellularen Endospermtyp als älter zu betrachten als den nuklearen. Wenn wir uns hieraufhin die Gymnospermen ansehen, so finden wir diesen älteren Typ nur noch bei den *Cycadales* und *Taxus* vertreten. Bei den *Dikotyledonen* weisen nur wenige Familien den sukzedanen Teilungsmodus auf, und zwar handelt es sich hier gerade um solche Familien der *Ranales*, die auch aus anderen Gründen von manchen Systematikern als Ausgangspunkt der *Monokotyledonen* angesehen werden; ich beschränke mich darauf, die *Ceratophyllaceen* und die *Magnoliaceen* zu nennen.

Der simultane Teilungstypus ist das Kennzeichen für die *Dikotyledonen*, doch zeigen auch wenige *Monokotyledonen* diesen Teilungsmodus, so vor allem die *Orchidaceen*, die man als höchstentwickelte *Monokotylen* ansieht. Während also der sukzedane Teilungstyp bei den *Dikotyledonen* als ein primitives Merkmal anzusehen ist, ist die simultane Tetradenteilung bei den *Monokotyledonen* sicher als vorgeschrittene Entwicklung zu deuten. Als eine Progression gegenüber der Zellwandbildung durch Phragmoplasten ist endlich der „Furchungstypus" der Tetradenbildung zu nennen. Dieser Typus ist in Parallele zu setzen mit dem Typus der freien Zellbildung im Prothallium von *Gnetum* und bei der Bildung der Eizelle, der Synergiden und Antipoden im angiospermen Embryosack.

Die Tetradenteilung der Pollenkörner zeigt noch andere systematisch wichtige Merkmale, insofern die Tetradenpollen nach der Teilung vereinigt bleiben können, wie z. B. die Pollen der *Ericaceen;* bei den *Podostemonaceen* bleiben stets nur je zwei Pollenkörner zu Dyaden vereinigt.

Während aus der Makrosporenmutterzelle meistens nur eine funktionsfähige Makrospore hervorgeht, entwickeln sich alle vier aus einer Mikrosporenmutterzelle hervorgegangenen Mikrosporen zu funktionsfähigen Pollenkörnern. Doch auch hier gibt es eine Ausnahme, die auf eine einzige Familie beschränkt ist, nämlich auf die *Cyperaceen*. Bei diesen entsteht aus der Mikrosporenmutterzelle nur ein einziges Pollenkorn, während die anderen drei Mikrosporenanlagen degenerieren.

Die systematische Verwertbarkeit des weiblichen Gametophyten.

Wenden wir uns nunmehr zur weiblichen Haploidgeneration, so werden wir die Gymnospermen zuerst von den Angiospermen abtrennen.

Die Entwicklungstendenz der weiblichen Haploidgeneration der Gymnospermen geht vor allem dahin, worauf besonders C o u l t e r (1909) hinweist, immer früher in der Ontogenie das Ei zur Reife zu bringen. In den primitiven Formen erscheint das Ei erst, wenn das Prothallium ziemlich voll ausgebildet ist. Die Eireifung schreitet dann stufenweise schneller fort, bis z. B. bei *Torreya* die Archegoninitiale ebenso früh wie die Zellwandbildung im Prothallium angelegt wird. Anderseits sieht man aber daraus, daß bei der nahe verwandten *Cephalotaxus* die Archegonien erst

nach Ausbildung des Prothalliums erscheinen, wie ungleich solche Tendenzen zur Durchführung gelangten. Das nächste Entwicklungsstadium finden wir bei *Tumboa*, wo die Eizellen reif sind, bevor die Wandbildung im Prothallium fertig ist. Noch weiter geht die Entwicklung bei *Gnetum*, wo die Eizellen bereits ausgebildet sind, während im Prothallium noch das Stadium der freien Kernteilung besteht.

Eine weitere Tendenz besteht darin, die Bauchkanalzelle zu reduzieren. Diese wird nur noch bei *Microcycas* und den *Abietineen* durch eine Zellwand abgetrennt, bei allen andern Gymnospermen wird nur noch der Bauchkanalkern gebildet und auch hier liegt das Bestreben vor, ihn bald degenerieren zu lassen, so daß in der reifen Eizelle häufig keine Spur mehr von ihm zu finden ist.

Bei der Anlage der Archegonien findet man einesteils das Bestreben, die Archegonien einzeln mit eigener Tapetenschicht und anderenteils sie als Archegonienkomplex mit gemeinsamer Deckschicht anzulegen, letzteres vor allem bei den *Cupressineen*, doch scheinen sich hiervon auch die Archegonanlage von *Tumboa* und *Gnetum* abzuleiten.

Weiter besteht das Bestreben, die in der befruchteten Eizelle eintretende freie Kernteilung vor dem Beginn der Zellwandbildung herabzusetzen. So finden wir bei den *Cycadales* mindestens 256 freie Kerne vor der Zellwandbildung, bei den *Ginkgoales* ebenfalls 256, bei *Taxus* 32, *Podocarpus* 16, *Phyllocladus*, *Picea*, *Thuja* 8, *Pinus* 4, *Ephedra* 2, bei *Tumboa* und *Gnetum* wird sogleich bei der ersten Teilung der Eizelle eine Zellwand angelegt.

Von geringerer Bedeutung für die Systematik ist die Anzahl der Archegonien; bei der zytologisch primitivsten *Cycadacee Microcycas calocoma* sind mindestens 200 Archegonien ausgebildet, bei allen anderen Gymnospermen schwankt die Anzahl meist von 2—20, und zwar ganz verschieden bei selbst sehr nahestehenden Arten.

Auch die Zahl der Halszellen läßt sich systematisch nicht verwenden.

Der weibliche Gametophyt der Angiospermen zeigt sich viel abwechslungsreicher als der der Gymnospermen. Schon das Verhalten der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle und die Anzahl der Archesporzellen deutet hierauf hin.

Während bei den Gymnospermen von den in Mehrzahl angelegten Archesporzellen sich normalerweise nur eine weiterentwickelt und vier Makrosporen bildet (die Angabe, daß gelegentlich nur drei Makrosporen gebildet wurden, dürfte zweifelhaft sein), von denen die innerste sich weiterentwickelt, herrscht bei den Angiospermen eine große Mannigfaltigkeit in den Entwicklungstendenzen, die sich systematisch gut verwerten lassen.

Wir werden uns auch hier bei allen Merkmalen stets die wichtige Frage vor Augen halten: welches ist der primitivere Typus? Es läßt sich nun leicht ersehen, daß das vielzellige Archespor die primitivere Bildung ist, während das einzellige Archespor eine Reduktion darstellt.

Daher wird uns nicht überraschen, daß wir bei den *Verticillatae*, die von Engler an den Anfang der Dikotyledonen gestellt werden, ein vielzelliges Archespor antreffen, ferner bei den *Salicales*, *Corylus*, *Juglans*, *Carpinus*, *Fagus*, *Castanea*, *Quercus* usw.; auch bei den *Ranales*, die sicher als Entwicklungszentrum eine Rolle spielen, finden wir das gleiche. Ein vielzelliges Archespor kommt aber noch bei vielen anderen Reihen bzw. Familien vor, z. B. bei den *Rosaceen*, den *Compositen*, vielen *Umbelliferen* usw.

Ein einzelliges Archespor findet sich bei fast allen *Monokotyledonen*, ferner bei der Mehrzahl der *Dikotyledonen*.

Gelegentlich bilden sich aber auch bei solchen Arten, die ein typisch einzelliges Archespor besitzen, zwei Makrosporenmutterzellen aus, was als Rückschlagserscheinung zu deuten ist.

Systematisch sehr wichtige Kennzeichen bildet die Tetradenbildung der Makrosporen bzw. die Entwicklung des Embryosackes aus der Makrospore. Aus der Makrosporenmutterzelle werden ursprünglich vier Makrosporen gebildet, von denen sich meistens die innerste zum Embryosack entwickelt. Es kommen aber die verschiedensten Variationen bei dieser Entwicklung vor. Setzen wir z. B. den Fall, daß bei *Lilium* durch die Teilung der Makrosporenmutterzelle keine vier Makrosporen gebildet werden, sondern die vier durch die allotypischen Teilungen gebildeten Kerne bereits das vierkernige Stadium des Embryosackes ergeben, so ist tatsächlich nur eine Makrospore vorhanden gewesen, anderseits weisen eine Reihe von Kennzeichen darauf hin, daß die vier ersten Kerne des Embryosackes den vier postulierten Makrosporenkernen homolog sind. Es dürfte daher nur eine Sache der Nomenklatur sein, ob wir hier sagen, es wird nur eine Makrospore gebildet, oder ob wir erklären, alle vier Makrosporenkerne werden zum Aufbau des Embryosackes verwendet. Ich möchte mich an die erstere Bezeichnung halten, da Makrospore und Embryosack rein morphologische Begriffe sind.

Zuerst gehen wir also zu den Fällen über, in welchen die Makrosporenmutterzelle vier Makrosporen bildet. Der primitivste Typus ist nun der, daß alle Makrosporen entwicklungsfähig sind, wie wir es z. B. bei den *Verticillatae* finden.

Der häufigste Typus, den wir als Normaltypus bezeichnen, ist derjenige, bei dem nur die innerste (unterste) der vier Makrosporen zur Entwicklung gelangt, während die drei anderen Makrosporen degenerieren. Relativ selten entwickelt sich die äußerste Makrospore, z. B. bei den *Onagraceen* und anscheinend manchen *Compositen*. Gelegentlich kann sich auch die zweitoberste Makrospore entwickeln, doch scheint dieser Fall keine besondere systematische Bedeutung zu haben.

Wir kommen nun zu dem Typus, wo durch Unterbleiben der homöotypischen Teilung in der äußeren Tochterzelle nur drei Makrosporen gebildet werden, z. B. bei *Epipactis*.

Dann kann durch Unterbleiben der Zellwandbildung bei der homöotypischen Teilung nur die Ausbildung von zwei allerdings zweikernigen Makrosporen veranlaßt werden (*Scilla*, *Allium*, *Paris*); in der oberen der beiden Makrosporen kann die Kernteilung unterbleiben (*Trillium*, *Podostemonaceen*).

Wird bereits nach der heterotypischen Teilung keine Zellwand gebildet, so stellt die Makrosporenmutterzelle auch bereits die einzige Makrospore dar, oder mit anderen Worten die Makrosporenmutterzelle wird direkt zum Embryosack, bzw. die vier Makrosporenkerne finden zum Aufbau des Embryosackes Verwendung. Dieser Typus ist außerordentlich häufig und wird allgemein als „*Lilium*-Typus“ bezeichnet; er findet sich z. B. bei *Lilium*, manchmal bei *Epipactis*, ferner bei *Tulipa*, *Helosis* und bei allen Arten mit sechzehnkernigen Embryosäcken.

Die Entwicklungstypen des Embryosackes werden wir nach der Anzahl der Kerne im Embryosack unterscheiden:

Vierkernige Embryosäcke, gebildet durch Unterbleiben der normalen dritten simultanen Kernteilung, z. B. bei den *Onagraceen*, *Clintonia*, *Cypripedilum*, *Plumbagella*.

Fünfkernige Embryosäcke, dadurch entstanden, daß sich im vierkernigen Embryosack nur noch ein Mikropylarkern teilt. *Carica*, *Moringa*, *Garcinia*.

Sechskernige Embryosäcke entstehen aus dem vierkernigen Stadium dadurch, daß sich nur die beiden Mikropylarkerne nochmals teilen, z. B. bei *Helosis*, oder durch Verschmelzung der chalazalen Spindeln bei *Epipactis*.

Achtkernige Embryosäcke bilden sich durch die normalen drei simultanen Teilungen.

Sechzehnkernige Embryosäcke entstehen durch vier simultane Teilungen, z. B. bei den *Peperomien*, *Malpighiaceen*, manchen *Euphorbiaceen*, den *Penaeaceen* und zwar stets in Verbindung mit dem *Lilium*-Typus oder aber durch Beteiligung der drei chalazalen Makrosporenkerne an der Embryosackbildung, wie z. B. bei *Pyrethrum*. Es können hier die 16 Kerne in verschiedenster Weise am Aufbau des Embryosackes teilnehmen, z. B. 1 Ei, 1 Synergide, 14 Polkerne (*Peperomia hispidula*), 1 Ei, 1 Synergide, 8 Polkerne, 6 Antipoden (*Peperomia pellucida* usw.), oder 1 Ei, 2 Synergiden, 7 Polkerne, 6 Antipoden (*Gunnera*), oder 1 Ei, 2 Synergiden, 4 Polkerne, 3 Triaden von Antipoden (*Malpighiaceen*, *Euphorbiaceen*, *Penaeaceen*).

Von großer systematischer Bedeutung sind ferner nachträgliche Veränderungen des Embryosacktypus. Diese betreffen vor allem die Antipoden. Entweder tritt sekundäre Vermehrung der Antipodenkerne oder Antipodenzellen ein (*Ranunculaceen*, *Pandanales*, *Compositen*, *Gramineen* usw.) oder Verminderung durch Degeneration, z. B. bei *Helosis* (aus dem sechskernigen Embryosack wird ein vierkerniger) und bei außerordentlich vielen *Dikotyledonen* (aus dem achtkernigen Typus wird so ein fünfkerniger). Die Kopulation der zwei oder mehr Polkerne rechne ich nicht hierher, da sie zur Endospermbildung zu zählen ist und den Vorgang der „Doppel"befruchtung normalerweise einleitet. Endlich können morphologische und physiologische Umwertungen nachträglich systematisch verwertbare Kennzeichen bilden, so z. B. die Bildung von Synergidenhaustorien (bei einzelnen *Compositen*).

Wir gehen nun über zur Bewertung der Endospermtypen. Das Endosperm ist aufzufassen als Prothallium, welches nach der Befruchtung, aber bei apogamen Arten auch ohne diese, also durch die Keimentwicklung einen Anreiz zu neuem Wachstum erhält, wie wir es z. B. bei den Gymnospermen in geringerem Maße für *Larix* kennen. In letzterem Falle stellt sich nach der Befruchtung ein neuer Schub von Kernteilungen ein, wodurch die betreffenden Prothalliumzellen zwei und vier Kerne erhalten; Zellwände werden jedoch hier nicht angelegt.

Bei der Bewertung der Endospermtypen haben wir zu unterscheiden die Bildung des Endospermkerns nach karyologischen Gesichtspunkten und die Entwicklung des Endosperms auf Grund morphologischer Kennzeichen.

Die Bildung des definitiven Endospermkerns kann aus haploiden Kernen erfolgen oder bei Apogamie aus diploiden.

Zwei haploide Kerne bilden den Endospermkern, wenn nur ein Polkern (z. B. bei den *Onagraceen*) vorhanden ist, welcher mit einem Spermakern verschmilzt.

Drei haploide Kerne bilden den Endospermkern gemäß dem Normaltypus, oder aber wenn im vierkernigen Embryosack eine Synergide an der Endospermbildung teilnimmt (*Cypripedilum*, *Gastrodia*).

Viele haploide Kerne beteiligen sich bei den sechzehnkernigen Embryosäcken an der Endospermkernbildung.

Ein Diploidkern bildet den Endospermkern bei *Calycanthus*, *Antennaria*, *Helosis* usw.

Zwei Diploidkerne nehmen an der Endospermkernbildung teil bei *Alchimilla*, *Taraxacum* usw.

Viele Diploidkerne können in apogamen Embryosäcken durch Beteiligung eines Synergiden- oder einzelner Antipodenkerne den Endospermkern bilden, z. B. bei *Alchimilla*.

Bei der Entwicklung des Endosperms haben wir drei Haupttypen zu unterscheiden:

Zellulare Endospermbildung (bei vielen *Dikotyledonen*),

Basalapparat (bei vielen monokotylen Familien, ferner bei *Crassulaceen*, *Saxifragaceen*, *Linaceen*) und endlich

nukleare Endospermbildung (bei den meisten *Monokotyledonen* und *Dikotyledonen*.

Als besondere systematisch sehr wertvolle Kennzeichen ist ferner die Haustorienbildung des Endosperms anzusehen. Entweder besitzt das Endosperm am mikropylaren und am chalazalen Teile ein Haustorium oder aber nur eines von beiden ist entwickelt, dann ist gewöhnlich aber das andere auch noch rudimentär angelegt. Haustorienbildung kommt fast stets nur bei zellularem Endosperm vor (*Scrophulariaceen*, *Ericaceen*, *Empetraceen*, *Plantaginaceen*, *Campanulaceen* usw.) nur bei *Impatiens* haben wir den Fall, daß am mikropylaren und am chalazalen Teile das Endosperm zellular angelegt wird und dort Haustorien bildet, während der mittlere Teil des Endosperms nuklear angelegt wird. Wir können unstreitig diesen Typus von dem ersteren ableiten und sehen bei dieser Gelegenheit wieder, daß nukleare Bildungen gegenüber zellularen eine Progression darstellen.

Im Anschluß an die Haustorienbildung des Endosperms und der Synergiden erscheint es geboten, auch die haustoriellen Bildungen des Suspensors, obwohl dieser zum Sporophyten gehört, anzuführen, da sie ebenfalls systematisch von großer Bedeutung sind. Wir finden entweder beim einzelligen Suspensor die Suspensorzelle mehr oder weniger mächtig vergrößert (z. B. bei den *Helobiae*, *Saxifragaceen*, *Linaceen* usw.) oder die Suspensorzelle ist vielkernig (*Leguminosen*) oder aber der Suspensor bildet ein vielzelliges Gewebe (*Orchidaceen*, *Tropaeolaceen*, *Oxalidaceen* usw.).

Wir wollen uns nun an einigen Beispielen überzeugen, ob und inwieweit die Merkmale der Haploidgeneration für die Systematik von Bedeutung sind. Dabei müssen wir uns vor Augen halten, daß die bisherigen zytologischen Untersuchungen noch außerordentliche Lücken aufweisen, da die vorliegenden Beobachtungen größtenteils unter anderen Gesichtspunkten angestellt wurden. Greifen wir im folgenden einige Familien heraus:

Reihe	Familie	♂	♀
Microspermae:	*Burmanniaceae:*	Tetr. nach *Monok.*-Typ. Pollen meist dreikernig Pollen stets frei	*Helobiae*-Endosperm kein Suspensorhaust.
	Orchidaceae:	Tetr. nach *Dik.*-Typ. Pollen zweikernig häufig zu Tetraden vereinigt	Endosp. nuklear (*Cypripedilium*) oder nicht entwickelt oft Suspensorhaustorien
Helobiae:		Periplasmodium Pollen dreikernig	Basalapp. des Endosp. keine Antipodenvermehrung, riesenhafte Suspensorzelle
Pandanales:		Kein Periplasmodium Pollen zweikernig	Kein Basalapp. (nuklear) Vermehrung der Antipoden keine große Suspensorzelle
Glumiforae: Dreikern. Pollen	*Gramineae:*	Vier Mikrosporen	Zahlreiche Antipoden
	Cyperaceae:	Eine Mikrospore	Drei Antipoden
Campanulatae:	*Campanulaceae:*	Pollen zweikernig	Archespor einzellig Endosperm zellular Mikropyl- und Chalazahaustorium
	Compositae:	Pollen dreikernig Periplasmodium	Archespor häufig mehrzellig häufig Entwicklung der chalazalen Makrosporen häufig Antipodenvermehrung keine Haustorien (selten Synergidenhaustorien) Endosp. meist zellular

Besonders sei noch darauf hingewiesen, daß die *Sympetalen* und die *Choripetalen* sich in der Haploidgeneration durch verschiedene Kennzeichen gut unterscheiden lassen. So teilt sich bei den *Choripetalen* die Archesporzelle in die Embryosackmutterzelle und die Deck- oder Schichtzelle, während bei den *Sympetalen* (ausgenommen bei den *Convolvulaceen*) keine Deckzelle abgegeben wird, sondern die Archesporzelle direkt als Embryosackmutterzelle funktioniert. Bei den *Sympetalen* ist ferner der Nuzellus sehr schwach ausgebildet und wird bei der Entwicklung des Embryosackes von diesem völlig verdrängt, während er bei den *Choripetalen* stark entwickelt ist und von dem Embryosack vor der Befruchtung nicht völlig verdrängt wird. Die *Choripetalen* besitzen meistens zwei Integumente, die *Sympetalen* fast stets nur ein Integument (ausgenommen *Primulales* und *Cucurbitales*, falls letztere überhaupt zu den *Sympetalae* zu zählen sind!). Bei den *Sympetalen* ist die innere Schicht des Integumentes fast stets zu einem Embryosacktapetum ausgebildet, während dies bei den *Choripetalen* fehlt. Ferner haben fast alle *Sympetalen* ein zellulares Endosperm, meist mit Mikropyl- und Chalazahaustorium des Endosperms.

Eine Anzahl zytologischer Erscheinungen, wie z. B. die Chalazogamie, ist nur bedingt verwertbar. Möglicherweise ist dieser Typus, der sicher als primitiv anzusehen ist, früher viel verbreiteter gewesen und hat allmählich der Porogamie das Feld geräumt.

Sehr häufig können wir feststellen, daß die zytologischen Progressionen mit den morphologischen nicht parallel verlaufen. So ist z. B. *Microcycas* zytologisch sicher die primitivste *Cycadee*, während sie nach der Ausbildung des Sporophylls usw. einen progressiven Typus darstellt. Es wäre aber unangebracht eine Diskussion darüber anzustellen, ob *Microcycas* primitiver als eine andere *Cycadee* ist oder nicht, denn wir müssen uns vor Augen halten, daß die Reihenfolge, in der wir die einzelnen Arten aufführen, stets eine künstliche Gruppierung darstellt und wir daher nicht behaupten können, eine Art oder Gattung oder Familie ist primitiver als eine andere, sondern wir können nur anführen, die betreffende Art usw. hat diese oder jene als primitiv oder progressiv zu bewertenden Merkmale. Wir können feststellen, daß in den einzelnen Reihen und Familien des Systems in zytologischer Beziehung parallele Entwicklungsreihen verlaufen, was außerordentlich dafür spricht, daß der Stammbaum der Pflanzen polyphyletisch und nicht monophyletisch angelegt ist. So können wir z. B. nicht sagen, die *Geraniales* haben sich aus den *Rosales*, diese aus den *Ranales* entwickelt, sondern die betreffenden Reihen stellen Parallelentwicklungen und daher gewissermaßen bestimmte Äste des Stammbaumes dar, die sich weiter in Familien, Gattungen und Arten gliedern. Diese Entwicklungstendenzen treten uns bei unseren zytologischen Untersuchungen stets wieder vor Augen, ja wir können in vielen Fällen genau angeben, welchem Ziele die Arten einer Familie zustreben. So finden wir z. B. Familien, in denen zwei- und dreikernige Pollenkörner nebeneinander vorkommen, während die anderen Familien der Reihe bereits vollkommen die Progression des dreikernigen Pollenkorns erreicht haben. Ganz besonders sind solche Entwicklungstendenzen bei der Bildung des Endosperms zu verfolgen, welches sich bestrebt, den nuklearen Typus zu erreichen. Aber auch die Tetradenbildung der Pollenkörner mit dem Ziel des simultanen Teilungstypus, die Periplasmodiumbildung usw. oder die Tetradenbildung der Embryosackmutterzelle mit der Tendenz zum *Lilium*-Typus zeigen uns an, welchen Zielen die Pflanze in zytologischer Beziehung zustrebt. Man kann die gemeinsame Entwicklungstendenz vieler solcher Erscheinungen darin zusammenfassen, daß die Pflanze in der Haploidgeneration das Bestreben hat, möglichst vom zellularen Typus zum nuklearen fortzuschreiten. Wie ein roter Faden zieht sich diese Tendenz durch die meisten Entwicklungsvorgänge der Haploidgeneration der *Siphonogamen* hin.

Während also hier die Pflanze an Material und Zeit bei der Ausbildung der Zellwände zu sparen sucht, läßt sie ferner das Bestreben erkennen, auch die Anzahl der Kerne möglichst herabzusetzen. Vom vielzelligen Archespor strebt sie dem einzelligen zu, die Anzahl der Spermatozoiden, der Archegonien, der freien Kerne im Proembryo der Gymnospermen, die Teilungsschritte von der Embryosackmutterzelle bis zum achtkernigen Embryosack usw. werden immer mehr herabgesetzt. Während wir daher bei der Diploidgeneration in der Entfaltung neuer Eigenschaften ein überwiegendes Merkmal der Entwicklung finden, ist in der Zytologie die Progression fast stets eine Reduktionserscheinung, die unzweifelhaft auf den Parasitismus der Haploidgeneration zurückzuführen sein dürfte.

B. Spezielle Zytologie der Blütenpflanzen.

Phanerogamae

(*Siphonogamae*, *Spermatophytae*, Samenpflanzen).

Der Gametophyt ist eingeschlechtlich und haploid.

Die ♂ Haploidgeneration entwickelt sich in den Mikrosporen (Pollenkörnern) und besteht aus einer zum Pollenschlauch auswachsenden vegetativen Zelle und noch einer oder wenigen kleineren Zellen; die eine von diesen entspricht der Antheridiummutterzelle der Pteridophyten und teilt sich in zwei generative Zellen, die sich entweder in Spermatozoiden umbilden oder als zilienlose Spermazellen oder freie Spermakerne fungieren, welche in dem Pollenschlauch zur Eizelle vordringen.

Die ♀ Haploidgeneration entwickelt sich in der Makrospore und bildet ein Prothallium (Embryosack), dessen Zellen bei den Angiospermen besondere Differenzierungen annehmen. In diesem Prothallium werden ein oder mehrere Archegonien angelegt, dessen Kern sich in einen Eikern und einen Bauchkanalkern (= Synergide) teilt; bei den Angiospermen sind fast stets zwei Synergiden vorhanden, von denen eine (= ursprünglicher Prothalliumkern) manchmal wieder mit den anderen Prothalliumkernen (Polkerne, Antipoden) verschmilzt.

Der aus der befruchteten Eizelle hervorgehende Embryo kommt in den Makrosporen zur Entwicklung, während diese noch von dem Makrosporangium (Nuzellus) eingeschlossen ist.

---

1. Unterabteilung.

Gymnospermae.

(Allgemeines über die männliche und weibliche Haploidgeneration, sowie die Befruchtung, siehe die Abschnitte: Der männliche Gametophyt der Gymnospermen, der weibliche Gametophyt der Gymnospermen; die Befruchtungserscheinungen bei den Gymnospermen.)

1. Klasse.

Cycadofilicales (Pteridospermae).

Nur fossile Arten.

2. Klasse.

Cycadales.

Einzige Familie:

Familie Cycadaceae.

Hervorzuheben ist das Auftreten von Blepharoplasten in der Antheridiummutterzelle, ferner der Spermatozoiden mit ihren Zilienkränzen, dann die Pollenschlauchhaustorien. Der Nuzellus besitzt an seinem Scheitel eine

Pollenkammer. Bis zu 200 Archegonien. Es werden ein Bauchkanalkern (bei *Microcycas* manchmal noch eine Bauchkanalzelle) und zwei Halszellen gebildet. Der Eikern zeigt eine Empfängnishöhle. Von der Eizelle führen in die Wände der Wandungszellen Haustorien mit knopfartiger Erweiterung. Bei der Befruchtung streifen die Spermatozoiden in der Eizelle ihr Zilienband ab und geben ebenfalls ihr Zytoplasma auf. Der Kern des einen Spermatozoids verschmilzt mit dem Eikern. Nachdem sich mindestens 256 freie Kerne in der Eizelle gebildet haben, findet Zellwandbildung zwischen ihnen statt. Damit ist der Proembryo entstanden, dessen fortwachsender Scheitel von dem zunächst aus nur wenig Zellen bestehenden Embryo gebildet wird. Die weiter zurückliegenden Zellen strecken sich stark und schieben als Embryoträger oder Suspensor den Embryo in das Prothalliumgewebe hinein, das jetzt auch Endosperm genannt wird und als Nährgewebe für den heranwachsenden Embryo dient.

Die Pollentetraden entstehen durch sukzedane zum Teil auch simultane Zweiteilung der Pollenmutterzelle (J u r á n y i 1872, T r e u b 1881), und zwar findet diese Teilung anscheinend nach dem Furchungstypus statt.

Cycas circinalis. Nach T r e u b s (1884) Untersuchungen teilt sich der befruchtete Eikern und bildet durch eine Reihe gleichzeitig verlaufender Teilungen eine große Anzahl von freien Kernen. Das Zytoplasma der Zentralregion des Eies wird vakuolig und degeneriert. Das übrige Plasma wird wandständig und verdichtet sich etwas am unteren Ende der Eizelle. In dem Wandbelag sind die Kerne gleichmäßig in einer Schicht verteilt, ausgenommen an der Basis; nachdem sich hier das Zytoplasma konzentriert hat, beginnt dort eine zweite Periode der freien Kernteilung.

Es werden im allgemeinen 3—6 Archegonien gebildet, selten 8.

Cycas revoluta. Die Haploidzahl beträgt nach I s h i k a w a (1916) 12. Von I k e n o (1897) wurde die Anwesenheit von Blepharoplasten in den spermatogenen Zellen und die Entwicklung der Zilien bei den Spermatozoiden beschrieben. Bei der Keimung des Pollenschlauches dringt dieser wie eine Wurzel in das Nuzellargewebe ein, während sich die Zellen im entgegengesetzten Ende befinden.

Die Zahl der Archegonien schwankt zwischen 2 und 6. Von 936 Samenanlagen besaßen 438 drei Archegonien, 359 zwei, 123 vier, 8 ein, 1 fünf, 1 sechs und 6 abnormerweise keine Archegonien. Beim Wachstum des Archegonismus wird das Material für das Wachstum von einem halbflüssigen Proteinstoff geliefert, welcher innerhalb des Zellkerns sowohl der Zentralzelle als auch der Wandungszellen fortwährend gebildet wird. (Siehe jedoch *Zamia* [S m i t h 1904]). Im Jahre 1896 und 1898 gibt I k e n o die Bildung des Bauchkanalkerns an und 1898 bildet er die Teilung des Eimutterkerns ab. Der Eikern zeigt kurz vor der Befruchtung eine kraterförmige Vertiefung, die Empfängnishöhle, an seiner Spitze. Die Teilungen in der Nähe des Halses des Proembryo sollen amitotisch verlaufen können. Die Entwicklung des Proembryo vollzieht sich in gleicher Weise, wie von T r e u b bei *C. circinalis* beschrieben. Obwohl also *Cycas* dem grobmorphologischen Bau seines Fruchtblattes nach unstreitig den ursprünglichsten Typus darstellt, ist der Gametophyt dieser Gattung ebenso sicher eine viel jüngere Bildung als jener von *Microcycas*.

Cycas Rumphii entwickelt nach der Bestäubung mit Pollen von *Encephalartos* oder *Macrozamia* Samen von normaler Größe, die jedoch, da sie keinen Embryo besitzen, nicht keimen. Die fremden Pollenkörner finden

ihren Weg nach Le Goc (1917) zu den Pollenkammern der Samenanlagen, keimen dort und dringen in das Nuzellusgewebe ein. Zu einer Befruchtung kommt es nicht, jedoch ist die Wachstumsanregung der Samenanlage die Folge.

Stangeria paradoxa. Die Haploidzahl ist nach Chamberlain (1916) 12. Die Entwicklung der Mikrosporen wurde von Lang (1897) beschrieben. Derselbe Autor fand (1900) die Spermatozoiden bei *Stangeria* und beschrieb die Entwicklung des weiblichen Gametophyten. Die um das junge Prothallium gelegenen Wandungszellen sieht er als sporogenes Gewebe an. Nach Chamberlain (1916) finden im Proembryo zwei Kernteilungsperioden statt, die zweite ist auf den unteren Teil begrenzt. Nach der Befruchtung traten während der ersten Mitose scheinbar 12 Chromosomen auf, in späteren Stadien sind es dagegen 24; es handelt sich in Wirklichkeit um Chromosomenpaare.

Dioon edule besitzt nach Chamberlain (1906) zwölf haploide Chromosomen.

Die Spermatozoiden beobachtete Chamberlain (1909) in lebendem Zustande und stellte außer der Wimperbewegung eine starke amöboide Bewegung des Zytoplasmas und des Kerns fest. Letztere Beobachtung läßt die Möglichkeit einer selbständigen Bewegung der Spermakerne als wahrscheinlich erscheinen.

Der Nuzellus von *Dioon* führt nach Chamberlain (1911) die im Gewebe unter seinem ansehnlichen Schnabel festhaftenden Pollenschläuche, die in die tiefe Archegoniumkammer hineinragen. Im Archegon hat sich gerade die Bauchkanalzelle abgesondert und die große Eizelle ist nur durch die kleinen Halszellen von der Archegonkammer getrennt. Diese enthält keine Flüssigkeit. Die Pollenschläuche entleeren bei der Reife ihren Inhalt durch Aufplatzen ihres Scheitels, doch wäre die austretende Flüssigkeitsmenge zu gering die Spermatozoiden zu bedecken, wenn sie nicht die Tropfenform festhielte. Bei Berührung mit dem Pollenschlauchinhalt scheinen die Halszellen eine Minderung des Turgors zu erfahren, sie sehen im Präparat wie plasmolysiert aus. Infolgedessen tritt aus dem Ei eine geringe Menge von Plasma aus und am Scheitel der Eizelle bildet sich eine kleine Vakuole. Besonders hervorzuheben ist, daß das Zytoplasma des Spermatozoids niemals den Kopulationskern umgibt.

Chamberlain (1910) glaubt, daß die Spermatozoiden in das Eiplasma hineingezogen würden (?). Der Eikern bildet 512 oder 1024 freie Kerne, dann setzt Wandbildung ein.

Bei der siebenten und achten Mitose werden oft vorübergehend Zellwände gebildet, doch erst bei der neunten simultanen Teilung bleiben die Zellwände im basalen Teile erhalten, während sie im übrigen Teil wieder verschwinden.

Im Pollenkorn findet sich nur eine bleibende Prothalliumzelle. Die Blepharoplasten sollen als feste kleine Körper in Mehrzahl auftreten, und sich nur aus dem Kern herleiten können. Nach weiterer Größenzunahme lassen zwei davon deutlichen Einfluß auf das umgebende Plasma erkennen; sie vakuolisieren alsdann und aus ihren Bruchstücken und Körnern werden die fünf bis sechs Windungen des von links nach rechts umlaufenden Zilienbandes gebildet. Die Spermatozoiden sind größer als diejenigen von *Cycas*, aber kleiner als die von *Zamia*.

Die Dicke der Makrosporenmembran schwankt nach Chamberlain (1906) zwischen 3—4,5 μ in jungen und 9—10 μ in reifen Samen. Die Anzahl

der Archegonien wechselt von 1 bis 10; 4 und 5 sind die häufigsten Zahlen. Der Bauchkanalkern wird nicht durch eine Zellwand abgetrennt.

Die Zentralzelle und der Eikern erhalten im jungen Stadium ihre Nahrungssubstanz auf gewöhnliche Weise; später beziehen sie jedoch die Nahrungszufuhr durch Haustorienauswüchse der Eizelle, die in direkter Verbindung mit den Tapetenzellen stehen.

Die Tapetenzellen des Archegoniums enthalten zu gewissen Zeiten zahlreiche Stärkekörner, die sich jedoch bald lösen. Dieser Wechsel von Stärkekörnern und gelöster Stärke wiederholt sich öfter in den verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Tapetenzellen besitzen reichliches Plasma und viel größere Kerne als das umliegende Gewebe. Der Kern der Tapetenzellen scheidet Nahrungsstoffe in das Zytoplasma aus und von hier wandern sie in die Haustorien und in die Eizelle. Die Nahrungsstoffe bilden kleine Körnchen, die nach dem Eintreten in die Eizelle immer kleiner werden.

Encephalartos Allensteinii, *E. Friderici Guilelmi*, *E. villosus*, *E. brachyphyllus*. Der Pollenschlauch ist unverzweigt. Die ursprünglichen zwei Halszellen vermehren sich häufig nachträglich. Der reife Pollen ist gewöhnlich dreizellig (S e d g w i c k 1924). Höchstwahrscheinlich keine Befruchtung. Bauchkanalkern und Eikern nähern sich und verschmelzen aller Wahrscheinlichkeit miteinander (?). Im Proembryo 1024 freie Kerne. Zunächst ist der Proembryo vollkommen zellig ausgebildet, mit festen Zellwänden (?).

Bowenia spectabilis. Die Entwicklung der Samenanlagen gleicht nach K e r s h a w (1912) im allgemeinen der der anderen *Cycadaceen*. Das Makrosporangium entwickelt sich aus der untersten von drei aus der Makrosporenmutterzelle hervorgegangenen Makrosporen. Die Nährschicht im Sporangium ist früher aufgebraucht als bei den anderen Arten. Die Pollenkammer besteht aus einem engen oberen Teile und einem weiteren unteren. Der letzte bleibt bestehen, während der obere einschrumpft.

Macrozamia Fraseri. Zellwandbildung im ♀ Prothallium tritt erst ein, nachdem 1024 freie Kerne gebildet sind. Haploidzahl 12. Die Kernspindeln im Prothallium sollen intranuklear entstehen (L i g h t 1924).

Macrozamia Moorei. Die Entwicklung verläuft in gleicher Weise wie bei *Cycas* (C h a m b e r l a i n 1913). Zur Zeit des Verstäubens finden sich drei Zellen im Pollenkorn (eine Prothallium-, eine spermatogene und eine Pollenschlauchzelle). Die Archegonienkammer ist von den bisher beobachteten durch größere Tiefe unterschieden. Diese Art bildet ein Bindeglied zwischen den heutigen *Cycadaceen* und den fossilen *Bennettitales*.

Ceratozamia mexicana. J u r a n y i (1884) stellte fest, daß das noch ungeteilte Pollenkorn durch zwei Teilungsschritte in zwei kleine abgeflachte Zellen und die große Pollenzelle zerfällt; letztere scheidet nochmals durch eine dritte Teilung eine Zelle ab, die sich stark in den Innenraum der Pollenzelle vorwölbt. Die beiden ersten Zellen schrumpfen zusammen, während die vorgewölbte Zelle erhalten bleibt und durch Teilung in eine Stielzelle und Antheridiummutterzelle zerfällt.

Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach S m i t h (1907) 12.

In der Pollenkammer auf dem Nuzellus tritt nach C h a m b e r l a i n (1912) bald eine Keimung des Pollens ein und die dick anschwellenden kurzen Schläuche, an deren Scheitel sich bald nach der Bestäubung die spermatogene Zelle abgesondert hat, treiben zahlreiche Haustorien in den Nuzellusscheitel. Der Blepharoplast bildet in 6—7 Windungen den Zilienkranz, worauf sich die dünne, das Spermatozoid umgebende Zellwand auf-

löst. Bisweilen wurden vier Spermatozoiden in einem Pollenschlauch beobachtet. Der Bauchkanalkern scheint nicht in allen Fällen aufgelöst zu werden, vielleicht kann er eventuell den Eikern befruchten (?). Die aus verschiedenen Archegonien sich entwickelnden Embryoanlagen oder bereits die Suspensoren treten zusammen und bilden einen einheitlichen Embryo aus.

Ceratozamia longifolia. Die Entwicklung der Samenanlagen und des Embryosacks wird von Treub (1885) beschrieben. Gewöhnlich bilden sich aus der Makrosporenmutterzelle drei Tochterzellen, von denen die unterste sich weiterentwickelt. Die Mikrosporenbildung erfolgt nach Jurányi (1872) nach dem sukzedanen Furchungstypus. In späteren Publikationen aus dem Jahre 1882 gibt Jurányi allerdings an, daß sich die Pollenmutterzellen auch simultan teilen können. „Beide Fälle können nebeneinander, ja bei einer aus derselben Anthere stammenden Mutterzelle vorkommen." Seine Abbildungen zeigen aber auch hier mit einer Ausnahme (Abb. 25) den sukzedanen Furchungstypus. Eine Nachuntersuchung wäre sicherlich sehr erwünscht.

Zamia floridana D. C. und *Z. pumila* L. Es liegen verschiedene Publikationen von Webber (1897, 1901) vor.

Das reife Pollenkorn besitzt an der einen Wand zwei Zellen, die sich während des Aufenthaltes des Pollenkorns im Pollensack entwickeln, und zeigt ferner noch die Überreste einer degenerierten Prothalliumzelle. Außerdem ist der vegetative Kern des Pollenkorns vorhanden. Die peripher gelegene Prothalliumzelle stülpt sich in die zentral gelegene spermatogene Zelle hinein. Die spermatogene Zelle zeigt gelegentlich bereits bei ihrer Prophase zwei Körperchen, die als frühe Anlage von Blepharoplasten gedeutet werden können. Durch die Teilung dieser spermatogenen Zelle entstehen die Antheridiummutterzelle und die Stielzelle. In der Antheridiummutterzelle treten jetzt in voller Deutlichkeit die Blepharoplasten auf. Sie werden de novo gebildet und treten entweder in der Nähe der Kernmembran oder zwischen Kernmembran und Zellwand auf. Zuerst sind sie sehr klein, ohne unterscheidbare Granula oder differenzierte Zentralorgane. Bald wachsen sie heran, und es bildet sich eine abschließende Membran um den vakuolisierten Inhalt. Gleichzeitig bilden sich auch die Kinoplasmastrahlungen weiter aus. Die ganze Antheridiummutterzelle wächst inzwischen zu bedeutender Größe heran. Zur Zeit der Prophase hat der Blepharoplast seine bedeutendste Größe erreicht, sein Inhalt zeigt eine regelmäßige, vakuolige Struktur und färbt sich mit Safranin rot. Bei der Teilung der Antheridiummutterzelle nimmt der Kern eine synapsisähnliche Gestalt an; der nicht von den chromatischen Bestandteilen eingenommene Teil des Kernes wird von retikularen ungefärbten Bestandteilen ausgefüllt. Die Kernspindel entwickelt sich vollkommen intranuklear. Sie hat keine Verbindung mit den Blepharoplasten. Wenn die Teilung bis zur Äquatorialplatte vorgeschritten ist, verändern sich die Blepharoplasten, ihr Inhalt zieht sich zusammen und verschwindet allmählich, während die äußere Membran in zahlreiche Körnchen zerfällt. Die Kinoplasmastrahlungen verschwinden völlig. Bei der Anaphase verschwindet die Kernwand und der Phragmoplast dehnt sich durch die ganze Zelle aus. Die Spindelfasern stehen auch nach Auflösung der Kernwand nicht mit den Blepharoplasten in Verbindung, sondern endigen im netzartigen Zytoplasma. Aus den durch Zerfall der Blepharoplasten entstandenen Körnchen bildet sich ein Band. Die ganzen durch die Teilung der

Antheridiummutterzelle entstandenen beiden Zellen wandeln sich in Spermatozoiden um. Das aus den Körnchen der Blepharoplasten gebildete Zilienband wächst weiter und bildet zuerst eine Windung um das betreffende Spermatozoid. Zuerst liegt es im Zytoplasma zwischen dem Kern und der Zellwand, später jedoch erreicht es die Zellwand. Endlich bildet es fünf bis sechs Windungen um die Zelle. Schon in sehr frühem Stadium kann man an der nach außen gelegenen Seite des Bandes Bildungen beobachten, die sich schließlich zu Zilien entwickeln.

Bei der Befruchtung bersten die Pollenschläuche in den Archegonienkammern oberhalb der Archegonien. Die Flüssigkeit, in der die Spermatozoiden schwimmen, entstammt zum Teil den Pollenschläuchen und wahrscheinlich auch der Eizelle. Die reifen Spermatozoiden sind die größten bisher bekannten sowohl im Pflanzen- wie im Tierreich; sie sind mit bloßem Auge zu sehen; ihre Form ist oval bis fast kugelig. Ihre Bewegung beruht auf der Tätigkeit der Zilien, außerdem kommt ihnen aber noch eine amöboide Bewegung zu. Das ganze Spermatozoid tritt in die Eizelle ein, indem es zwischen den aufgebrochenen Halszellen hindurchschwimmt; manchmal treten zwei oder drei Spermatozoiden in die Halszelle ein, doch wird nur eins zur Befruchtung verwandt, während die andern untergehen. Im oberen Teil der Eizelle streift das Spermatozoid sein Zilienband und Zytoplasma ab und der nackte Kern kopuliert mit dem Eikern. Es findet also eine Verschmelzung von Zytoplasma mit Zytoplasma einerseits und Kern mit Kern anderseits statt. Die Blepharoplasten sind nicht als Zentrosomen anzusehen, da sie kein kinetisches Zentrum bei der Spindelbildung darstellen, nur in einer Zelle der haploiden Generation vorkommen und eine ganz andere Funktion als die typischen Zentrosomen haben.

Coulter und Chamberlain (1903) beschreiben die Bildung des Bauchkanalkerns von *Zamia floridana* und weisen darauf hin, daß eine Zellwandbildung nicht erfolgt, so daß eine eigentliche Bauchkanalzelle nicht gebildet wird. Während der Eikern sich vergrößert, geht der Bauchkanalkern bald zugrunde. Nach der Befruchtung folgt das Stadium der simultanen freien Kernteilung. In acht Teilungsschritten werden 256 Kerne gebildet. Die Mitosen dieser Teilungen kennzeichnen sich dadurch, daß die ganze Spindel innerhalb der Kernmembran gebildet wird, bis das Stadium der Anaphase erreicht ist. Gelegentlich kommt auch ein neunter Teilungsschritt vor. Möglicherweise vermehren sich viele Kerne im oberen Teile des Proembryo, der nicht zur Bildung des eigentlichen Embryo dient, auf amitotischem Wege, denn diese Kerne haben oft unregelmäßige Größe und amöboide Form. Im Gegensatz zu *Cycas* gibt es bei *Zamia* nur eine Periode der freien Kernteilung. Die Zellwandbildung tritt nur am unteren Ende des Proembryos auf zum Unterschiede von *Cycas*, wo die Wandbildung bei allen Kernen einsetzt.

Nach Smith (1904) bilden sich die Wandungszellen aus, sobald die Zentralzelle ihre endgültige Größe erreicht hat und sich mit Nahrungsstoffen zu füllen beginnt. Sie bestehen aus einer einzigen Lage plasmareicher Zellen, die jedoch im Gegensatz zu den benachbarten Zellen stärkefrei sind. Durch die weiten Poren der inneren Zellwände ragen haustorienartige Fortsätze der Zentralzelle hinein, die sich knopfartig erweitern und Material in die Eizelle schaffen. Auf Tangentialschnitten sind diese knopfartigen Anschwellungen von früheren Beobachtern fälschlicherweise als Kerne angesprochen worden.

Die haploide Chromosomenzahl von *Z. floridana* beträgt nach Smith (1907) zwölf. Die Bildung des weiblichen Prothalliums geht nach Smith (1910) in der Weise vor sich, daß eine einzige Archesporzelle eine Gruppe von Zellen bildet, von denen eine zur Makrosporenmutterzelle wird; diese bildet vier Makrosporen aus. Ferner beschreibt Smith die Entwicklung des schwammartigen Gewebes, das in erster Linie zur Ernährung des Archegoniums verwandt wird.

Z. furfuracea. Jurányi (1882) gibt hierfür simultane Tetradenteilung der Pollenmutterzelle an, doch zeichnet er ganz typisch den sukzedanen Furchungstypus.

Z. muricata. Treub (1885) beschreibt die Entwicklung der Pollensäcke und des Pollenkorns bis zum Tetradenstadium.

Microcycas calocoma. Unter den *Cycadaceen* zeichnet sich durch die primitivste Spermatogenese *M. calocoma* aus, bei welcher nach Caldwell (1907) jeder Pollenschlauch eine größere Anzahl von Antheridiummutterzellen enthält bis zehn, meistens acht, bei deren Zweiteilung dann sechzehn bis zwanzig Spermatozoiden gebildet werden. Nicht minder merkwürdig ist der weibliche Gametophyt gebaut. Das mächtig entwickelte Prothallium erreicht im entwickelten Zustande eine Länge von 2,5 bis 3,5 cm bei 1,75 bis 2 cm Breite. Es ist reich mit Stärke gefüllt und zeigt zahlreiche Lappen und Auswüchse. Sowohl in der Mikropylarregion des Prothalliums als an den zahlreichen Lappen und beliebigen anderen Stellen derselben werden nicht weniger als mindestens zweihundert Archegonien entwickelt. Eigenartigerweise besitzt häufig das Archegonium drei Kerne, deren Auftreten Caldwell dadurch zu erklären sucht, daß bei dem dichten Wuchse der zahlreichen Archegonien in den häufigen Fällen mit dreikernigen Archegonien drei Nachbararchegonien miteinander verwachsen sind und sich die trennende Archegonwand auflöste. Porsch (1907) glaubt, daß der dritte Kern einem der Halskanalkerne des Farnarchegoniums entspreche.

Von Reynolds (1924) wurde der ♀ Gametophyt ebenfalls untersucht. Das früheste Stadium war ein Prothallium mit 64 freien Kernen. Später findet Zellbildung statt. Die Makrospore wird mit festem Zellgewebe gefüllt, in dem die Grenzen der von beiden Längsseiten gegeneinander treffenden Prothalliumgewebe mehr oder minder deutlich hervortreten. Im Nuzellus Leitbündel bis in die Nähe der Mikropyle.

Die Archegonienverteilung erfolgt über die ganze freie Oberfläche gruppenweise, doch sind die der Mikropyle genäherten Gruppen schon durch die genannten Ernährungsverhältnisse begünstigt. Immerhin bleiben auch wohl anderwärts trotz vieler zugrunde gehender Anlagen Archegoniumanlagen erhalten. Jedenfalls ist schließlich ihre Zahl ungewöhnlich groß, etwa 64 und mehr, gegenüber von 10 oder noch weniger bei anderen *Cycadeen.* Meist nur zwei Halszellen. Manchmal wird noch eine wirkliche Bauchkanalzelle gebildet. Nur eine kleine Archegoniumkammer ist vorhanden. *Microcycas* besitzt also an primitiven Kennzeichen, eine große Anzahl von Spermatozoiden, eine auffallend große Anzahl von Archegonien, die Ausbildung einer Bauchkanalzelle sowie endlich noch eine besondere Länge des Suspensors.

Als Haploidzahl wird 12 angegeben, doch wurden gelegentlich Kerne mit 14 Chromosomen gefunden.

3. Klasse.

Bennettitales.

Nur fossile Arten.

4. Klasse.

Ginkgoales.

Tetradenteilung der Pollenmutterzelle nach dem simultanen Typus. Mehrere Prothalliumzellen im Pollenkorn. Pollenschlauch als Haustorium ausgebildet. Spermatozoiden mit zweieinhalb Windungen des Zilienkranzes. Archespor einzellig, ausnahmsweise auch zweizellig. Vier Makrosporen. Eizelle mit 256 freien Kernen ohne zentrale Vakuole, ehe Wandbildung einsetzt.

Einzige Familie:

Familie Ginkgoaceae.

Ginkgo biloba besitzt nach Cardiff (1906) und Ishikawa (1910) zwölf haploide Chromosomen, davon ist eines etwa zweimal so lang als die übrigen. Carothers (1907) zählte acht Gemini in der Embryosackmutterzelle, Sprecher (1907) sieben Gemini bei der Pollenbildung, sieben bis zehn Gemini bei der Embryosackbildung, doch sind diese Angaben durch Ishikawa (1910) überholt.

Die Bildung mehrerer Zellen im Pollenkorn findet nach Strasburger (1892) schon während des Verweilens des Pollens im Antherenfache statt. Die Synapsis und Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle wird von Cardiff (1906) beschrieben. Hirase (1894) wies die Anwesenheit von Blepharoplasten in der spermatogenen Zelle nach. Der Pollenschlauch dringt nach Hirase (1897) und Webber (1897) wie eine Wurzel in das Nuzellargewebe ein, während sich die Kerne im entgegengesetzten Ende befinden. Das reife Pollenkorn besteht aus zwei bis drei Prothalliumzellen, der spermatogenen Zelle sowie dem vegetativen Kern. Nach der Keimung des Pollenkorns teilt sich die spermatogene Zelle in Stielzelle und Antheridiummutterzelle. Letztere bildet die beiden Spermatozoiden. Von der Bestäubung bis zur Spermatozoidbildung vergehen nach Miyake (1902) etwas über vier Monate.

Die Spermatozoiden besitzen ein Spiralband, das nach Hirase (1896) und Bessey (1901) drei Windungen um das Spermatozoid bildet, während Miyake (1902) feststellte, daß nur zweieinhalb Windungen vorhanden sind.

Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten verläuft in fast gleicher Weise wie bei den *Cycadales*. Es werden ebenfalls 256 freie Kerne in der Eizelle gebildet, bevor Wandbildung eintritt. Die Kerne sind in der Eizelle gleichmäßig verteilt; eine zentrale Vakuole wird nicht gebildet.

Nach Carothers (1907) wird gewöhnlich nur eine Makrosporenmutterzelle ausgebildet, es können jedoch auch mehrere auftreten. In der Makrosporenmutterzelle findet sich eine eigenartige Ansammlung von Kinoplasma. Meistens werden vier Makrosporen gebildet, von denen die unterste sich weiter entwickelt. Im jungen Prothalliumgewebe finden sich häufig mehrkernige Zellen, die jedoch später, wahrscheinlich infolge Kernverschmelzung oder durch Degeneration der überflüssigen Kerne, einkernig werden. Der Gametophyt besitzt reichlich Chlorophyll.

Über die Entwicklung des Embryosackes berichtet C h o d a t (1906) im Namen von A. S p r e c h e r folgendes: Im sporogenen Gewebe beobachtet man häufig zwei Embryosackmutterzellen, die durch eine Längsreihe von Zellen getrennt sind. Die Kerne teilen sich zuerst in zwei, dann in drei Kerne, indem sich einer der Kerne später als der andere oder überhaupt nicht teilt. Man findet also eine dreikernige Zelle; die Zellwände bilden sich erst einige Zeit später aus. Der Embryosack entsteht gewöhnlich aus der innersten Makrospore, die die anderen verdrängt. In den Kernen der Zellen, die den Embryosack umgeben, bemerkt man Nukleolen, die fast aus den Kernen heraustreten, als ob sie von dem Embryosack angezogen würden. Nach S p r e c h e r (1906, 1907) bildet sich durch die Teilung der Makrosporenmutterzelle entweder eine Längsreihe von vier Makrosporen oder die vier Makrosporen zeigen eine tetraedrische Anordnung. Hieraus dürfte sich die Angabe, daß sich nur drei Makrosporen bilden, erklären. In den Zellen, die den Embryosack umgeben, beobachtete S p r e c h e r mehrfach Amitosen; man findet Zellen mit drei bis vier Kernen.

Nach C a r o t h e r s (1907) kommt als Ausnahme die Bildung von zwei Makrosporenmutterzellen vor. In der Regel liefert die Makrosporenmutterzelle die lineare Tetrade, aber auch ausnahmsweise eine bilineare Tetrade wie bei den Mikrosporen. Die Kerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes bilden sich zuerst durch simultane Kernteilung, später schreitet die Kernteilung jedoch unabhängig voneinander fort.

Im Gegensatz zu den *Cycadales* kommt es bei *Ginkgo* zu einer regelrechten Ausbildung der Zellplatte bei der Anlage der Bauchkanalzelle (I k e n o 1901). Das in die Eizelle eindringende Spermatozoid wirft sein Zytoplasma ab; dieses bleibt im oberen Teil der Eizelle liegen.

Über den Bau der Zellkerne bei mit Alkohol fixiertem und mit Methylgrün-Fuchsin nach Z i m m e r m a n n gefärbtem Material in den Embryonen von *Ginkgo* berichtet A r n o l d i (1903). Bei in Teilung begriffenen Kernen scheinen die Chromosomen aus feinen Röhrchen zu bestehen, deren Peripherie aus kleinsten Körnchen, welche kaum gefärbt sind, gebildet wird, während ihr Lumen mit einer vollkommen homogenen und unfärbbaren Masse gefüllt erscheint. Später bilden die Chromosomen solide Bänder. —

Bei der Entwicklung des Embryo entwickelt sich der obere Teil zu einem haustorienähnlichen Gebilde (A r n o l d i 1903), der mittlere wächst als Suspensor aus, während der untere dem Embryo selbst den Ursprung gibt. Die Embryobildung von *Ginkgo* ähnelt der von *Cycas* und weicht von der der *Coniferen* ab.

C o o k (1902) fand einmal Polyembryonie bei *Ginkgo*; 1903 wies er diese zu 2 % nach.

5. Klasse.

Coniferae.

Die Pollentetraden entstehen mit Ausnahme von *Taxus canadensis* durch simultane Vierteilung.

Nach den Untersuchungen von S t r a s b u r g e r (1892) bleibt bei manchen Arten (*Taxus*, *Cupressus*, *Juniperus* u. a.) der Pollen im Staubfache ungeteilt, während bei anderen (*Cephalotaxus*, *Podocarpus*, *Thuja* u. a.) schon in der Anthere eine Teilung in eine kleinere und eine größere Zelle stattfindet. Bei wieder anderen Arten (*Picea*, *Pinus* u. a.) findet die Bildung

mehrerer Zellen in den Pollenkörnern schon im Antherenfach statt. Hierbei werden die einzelnen Zellen stets nacheinander von der großen Zelle des Pollenkorns abgeschieden und es findet später häufig eine Resorption der zuerst abgetrennten Zellen statt.

Bei der Keimung des Pollenschlauches befinden sich die Kerne im Gegensatz zu dem Verhalten der *Cycadales* und *Ginkgoales* im wachsenden Teile des Pollenschlauches.

Bei den *Coniferen* werden im Gegensatz zu den beiden eben genannten Klassen keine Spermatozoiden gebildet, sondern nur Spermazellen bzw. Spermakerne; dem Verlust des Zilienapparates entspricht das Fehlen der Blepharoplasten bei der Entwicklung dieser Spermazellen. Bei den *Cupressineen* sind die Spermazellen im Pollenschlauch scharf voneinander abgegrenzt, außerdem funktionieren meistens beide. Dies wird dadurch erreicht, daß die schwesterlichen Spermazellen benachbarte Archegonien befruchten. Eine Pollenkammer im Nuzellus wird nicht gebildet; der Pollen bleibt auf der Nuzellusspitze liegen und der Pollenschlauch wächst durch den Nuzellus hindurch.

Bei der Befruchtung dringt gewöhnlich die ganze Spermazelle in die Eizelle ein, wobei ihr Zytoplasma entweder im oberen Teil der Eizelle verbleibt oder dem herausgeschlüpften Kern nachfolgt und die verschmelzenden Sexualkerne vollständig bedeckt, z. B. bei *Thuja orientalis* (Lawson 1907), *Juniperus communis* (Ottley 1909) und *Taxodium* (Coker 1903).

Auf den ersten Blick erscheint diese Tatsache unerwartet, da sie zu dem Schluß verleiten könnte, daß bei den erwähnten Vertretern der *Coniferen* das Zytoplasma der männlichen Gameten beständiger wird als bei den *Cycadales* und *Ginkgoales*, wo eine solche Umhüllung der verschmelzenden Sexualkerne vom männlichen Zytoplasma nicht beobachtet wurde.

Die Untersuchungen Miyakes (1911) über die Spermazellen und den Befruchtungsvorgang bei *Cunninghamia sinensis* werfen einiges Licht auf diese Erscheinung. Miyake beobachtete in den Spermazellen dieser Pflanze bedeutende Stärkemengen, was schon früher von anderen Forschern bei einigen Vertretern der *Coniferen* gefunden wurde. Diese der Spermazelle gehörenden Stärkekörner umgeben scheinbar die verschmelzenden Sexualkerne mit einer dichten Hülle. Es ist möglich, daß auch andere Forscher hauptsächlich diese Stärke um die verschmelzenden Sexualkerne beobachtet haben.

Den *Cupresseae* ganz gleich verhalten sich die *Taxoideae*.

Bei den *Taxaceen* finden wir noch zwei Spermazellen, doch ist die zweite wesentlich kleiner und degeneriert vor der Befruchtung. Die Reduktion der einen Spermazelle bei den *Taxaceae* wurde bei *Taxus* (Strasburger 1892, Belajeff 1891), *Podocarpus* (Coker 1902), *Torreya* (Coulter und Land 1905), *Cephalotaxus* (Coker 1907) und *Phyllocladus* (Young 1910) beobachtet.

Bei den *Pinaceae* (ausgenommen die schon besprochenen *Cupresseae*, sowie die *Taxoideae*) finden wir nur noch eine generative Zelle mit zwei Kernen, und zwar sind diese beiden Spermakerne bei *Araucaria* zuerst noch gleich groß, bald jedoch degeneriert der eine von ihnen. Bei den *Abieteae* sind die beiden Spermakerne in dem gemeinsamen Plasma meist von Anfang an ungleich groß, der kleinere ist zur Befruchtung unfähig und degeneriert bald.

Saxton (1913) schlägt vor, die *Coniferen* in fünf gut charakterisierte Familien einzuteilen (*Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae* und *Taxaceae*). Die *Pinaceen* zerfallen in zwei Unterfamilien (*Abietoideae* und *Sciadopitoideae*) und die *Cupresseae* in drei (*Cupressoideae*, *Callitroideae* und *Sequoideae*).

Nach Ansicht von Burlingame (1915) gleichen die *Coniferen* sehr den *Cordaitales* und stammen wahrscheinlich von ihnen ab, und zwar sind die *Araucarineen* dieser Gruppe ähnlicher als andere *Coniferen* und dürften ihre direkten Nachkommen sein, auch stimmt diese Annahme zu den bis jetzt vorliegenden geologischen Tatsachen. Die vergangenen *Coniferen* mesozoischen Alters waren entweder *Araucarieen* oder *Cordaiteen*, die sich dann in Richtung zu den *Pinaceen* weiterentwickelt haben. Einige mögen auch als Vorfahren von *Taxodineen*, wie *Cryptomeria* und *Sequoia*, betrachtet werden. Die *Abietineen* endlich sind ein sehr alter Stamm, der entweder direkt von den *Cordaitales* oder von den ältesten Gliedern der *Araucarineen* sich herleiten läßt.

Familie Taxaceae.

Für den männlichen Gametophyten ergibt sich aus den Arbeiten von Coker (1907) über *Cephalotaxus Fortunei* und Lawson (1907) über *C. drupacea*, daß bereits bei einer Art dieser Gattung (*C. Fortunei*) eine deutliche Größendifferenzierung innerhalb der beiden Spermazellen nachweisbar ist, die bei *Torreya* fortgesetzt und den Untersuchungen Belajeffs (1893) zufolge bei *Taxus* ihren Höhepunkt erreicht. Die dem Pollenschlauchende zunächst gelegene Spermazelle übertrifft ihre Schwesterzelle regelmäßig an Größe und dient allein zur Befruchtung.

Im Gegensatz hierzu zeigt nach Lawson *C. drupacea* noch den ursprünglichen Zustand, nämlich zwei vollkommen gleich große und gleich gestaltete Spermakerne, von denen jeder als befruchtender Spermakern dienen kann. Im männlichen Gametophyten erweist sich demnach *C. drupacea* als ursprünglichster Typus.

Die Zahl der Halszellen schwankt innerhalb der *Taxaceen* von zwei (*Cephalotaxus*) bis mehreren. Auch hieraus ergibt sich, daß *Cephalotaxus* eine Mittelstufe zwischen den *Ginkgoales* und den übrigen *Taxaceen* bildet.

Unterfamilie ***Podocarpoideae.*** Sekundäre Vermehrung der ♂ Prothalliumzellen. 16 freie Kerne im Proembryo vor der Wandbildung.

Microcachrys. Die Pollenkörner besitzen nach Thompson (1908 und 1909) Flugblasen, jedoch nicht so ausgeprägt wie *Dacrydium* und *Podocarpus*. Während bei den letzteren stets zwei Flugblasen auftreten, hat ein großer Prozentsatz von *Microcachrys*-Pollen drei, in seltenen Fällen vier bis sechs wenig entwickelte Flugblasen, der größte Teil hat allerdings zwei. Daraus ergibt sich, daß *Microcachrys* in der Entwicklung der Flugblasen zwischen *Saxegothaea* und *Podocarpus* bzw. *Dacrydium* steht und daß man auf Grund der Flugblasen keine Verwandtschaft mit den *Pinus*-Arten konstruieren kann, da sich diese bei den *Podocarpoideae* selbständig entwickelt haben. Das reife Pollenkorn hat drei bis vier Prothalliumzellen, wenn nur drei vorhanden sind, hat sich die zweite Prothalliumzelle auch noch quergeteilt.

Saxegothaea conspicua Lindl. Norén (1908) gibt für die Mikrosporen überzählige Prothalliumkerne, wie sie sich bei den anderen *Podocarpoideae*

finden, an. Die Pollenkörner sind jedoch im Gegensatz zu den anderen nicht „geflügelt".

Podocarpus. Die Pollenentwicklung von *Podocarpus* zeichnet sich nach Jeffrey und Chrysler (1907) dadurch aus, daß die Prothalliumzellen antikline Teilungen eingehen in gleicher Weise, wie dies von Lopriore (1905) bei *Araucaria* beschrieben ist. In einigen Fällen geht auch die spermatogene Zelle antikline Teilungen ein, so daß an jeder Seite eine kleine Zelle abgeschnürt wird. Diese Besonderheiten in der Mikrosporenentwicklung der *Podocarpoideae* (*Dacrydium* verhält sich ebenso) einerseits und der *Araucarieae* anderseits sind nicht primitiver Natur, sie sprechen aber, abgesehen von vielen sonstigen Berührungspunkten, vielleicht für eine Verwandtschaft der *Podocarpoideae* mit den *Araucarieae.* In den Pollenschlauch treten die nackten Prothalliumkerne und der vegetative Kern des Pollenschlauches, während der generative Kern seinen Zellkörper behält.

Nach Burlingame (1908) besitzen die Pollenkörner von *Podocarpus* zwei Prothalliumzellen, die sich teilen können oder nicht; es können hieraus bis zu acht Prothalliumzellen in zwei Schichten entstehen. Die Teilung in den Prothalliumzellen erfolgt auf mitotischem Wege; die Prothalliumzellen degenerieren nicht. Ferner wird eine Stielzelle und eine Antheridiummutterzelle gebildet. Zur Zeit der Bestäubung kann das Pollenkorn je nach der Anzahl der Prothalliumzellen eine wechselnde Menge von Kernen enthalten.

Stiles (1912) untersuchte *Podocarpus*, *Dacrydium* und *Phyllocladus.* Die Archegonien liegen an der Spitze des Prothalliums, und zwar soweit bisher bekannt, 1—4 bei *Phyllocladus* und *Dacrydium*, 5—10 bei *Podocarpus coriaceus* und *P. macrophyllus*, endlich bis 19 bei *P. nageia.*

Die Anzahl der männlichen Prothalliumzellen schwankt von zwei, der gewöhnlichen Zahl bei *Phyllocladus*, bis acht, der Normalzahl bei *Podocarpus.* Die Pollenschläuche von *Podocarpus* sind von bedeutender Größe und verzweigen sich zwischen Nuzellus und Prothallium.

Nach Coker (1902) werden bei *Podocarpus* zwei bis fünfundzwanzig Halszellen gebildet. Auf die Teilung des Zentralkerns folgt keine Zellwandbildung, so daß der Bauchkanalkern nicht in einer ausgebildeten eigenen Zelle liegt. Ferner beschreibt er Amitosen des Bauchkanalkerns und des Eikerns, die als Degenerationserscheinungen auftreten. In der reifen Eizelle finden sich zwei Zytoplasmamassen, die eine rund um den Eikern, die andere an der Basis der Zelle. Vor der Zellwandbildung in der Eizelle finden vier Kernteilungsschritte statt. Der Proembryo besteht aus drei Zellagen, die beiden oberen haben je vierzehn Zellen, die untere besitzt nur eine zweikernige Zelle. Die Suspensoren können sich trennen und so können aus einem Archegonium mehrere Embryonen entstehen.

Nach Coker sind die *Podocarpoideae* die nächsten lebenden Verwandten der *Abieteae.*

Coker (1902) glaubte, daß der Kern der Prothalliumzellen im Pollenkorn sich amitotisch teile, doch ist dies nach späteren Untersuchungen nicht der Fall.

Podocarpus chinensis hat nach Shibata (1902) die diploide Chromosomenzahl 12, Strasburger (1908) gibt für *Podocarpus latifolia* als diploide Chromosomenzahl 16 an. Tischler (1915) hält diese Angaben für revisionsbedürftig, da Burlingame (1908) bei verschiedenen anderen *Podocarpus*-Arten 24 als diploide Zahl fand. Desgleichen gibt

Schürhoff (1919) für *P. salignus* D. Don. 24 diploide Chromosomen an und Ishikawa (1916) für *P. Nageia* die Haploidzahl 12.

Über das Verhalten der Knöllchenzellen von *Podocarpus chinensis* und *P. Nageia* bei endotropher Mykorrhiza berichtet Shibata (1902): Der Zellkern soll sich wiederholt auf amitotischem Wege teilen, die Zellkerne gestalten sich dann amöbenförmig. Nach beendeter Pilzverdauung ist die karyokinetische Teilungsfigur öfter in den mehrkernigen Knöllchenzellen aufzufinden. Hieraus schließt Shibata, daß die mehrmals durch Amitose geteilten Kerne das Vermögen beibehalten, sich in indirekter Weise zu teilen. Die Zahl und Anordnung der Chromosomen in den Kernen sollen hierbei durch die vorhergehende Amitose keine Veränderung erfahren haben. Bemerkenswert ist jedoch, daß bei diesen Karyokinesen keine Zellplatten gebildet werden. Nach Schürhoff (1919) entsteht jedoch die Mehrkernigkeit der Knöllchenzellen durch Mitose ohne Zellwandbildung; die amitoseähnlichen Bilder sind als Ausdruck der amöboiden Bewegung des Zellkerns aufzufassen.

Podocarpus coriacea. Nach Coker (1902) werden in den Pollenkörnern zuerst zwei Prothalliumzellen, eine spermatogene Zelle und die vegetative Pollenzelle gebildet. Dann verliert das Zytoplasma der einzelnen Zellen seine Selbständigkeit und sämtliche Kerne liegen frei im Zytoplasma des Pollens. Coker glaubte, daß sich die Kerne der Prothalliumzellen durch Amitose vermehren können, doch geschieht dies vor der Zellauflösung durch Mitose, wie durch spätere Forscher sichergestellt ist.

Die generative Zelle bleibt erkennbar durch ihre Zytoplasmaschicht und die dichtere Struktur ihres Kerns. Die Kerne der Prothalliumzellen sind dem vegetativen Pollenkern ähnlich, jedoch kleiner. Von den zwei Spermakernen degeneriert der eine. Um den Spermakern ist eine dichtere Protoplasmahülle, jedoch ist das Protoplasma dieser Zelle nicht scharf vom Protoplasma des Pollenschlauches getrennt.

Die größeren Zellen des weiblichen Prothalliums enthalten, wie gewöhnlich bei den *Coniferen*, viele Kerne zur Zeit der Embryobildung. In einem Falle fanden sich zwei Prothallien in einer Samenanlage.

Die Anzahl der Archegonien wechselt von 6—7 zu 9—10. Es werden 2—25 Halszellen gebildet, meist sind drei Lagen von je vier Zellen vorhanden. Der Bauchkanalkern wird nicht durch eine Zellwand abgegrenzt.

In einem Falle hatten bei ausgebliebener Befruchtung sich Eikern und Bauchkanalkern auf amitotischem Wege mehrfach geteilt. In befruchteten Archegonien teilt sich der Bauchkanalkern häufig amitotisch.

Es finden vier Teilungen des Keimkerns statt, bevor Zellwände gebildet werden. Der Proembryo besteht aus drei Zellagen, die oberen zwei mit je vierzehn, die unteren mit einer Zelle, die zwei Kerne führt.

Burlingame (1908) berichtet über *Podocarpus totarra Hallii*, *P. nivalis* und *P. elongata*. Alle besitzen in der Mikrospore zwei Prothallienzellen, die sich teilen können; auf diese Weise können sich hieraus bis zu acht Prothalliumzellen entwickeln. Zur Zeit der Bestäubung finden sich eine Anzahl Zellen oder freier Kerne im Pollenkorn. Die haploide Chromosomenzahl ist 12.

Über die Entwicklung des männlichen und weiblichen Gametophyten verschiedener *Podocarpus*-Arten berichtet ferner ausführlich Sinnot (1913). Im Pollenkorn bleiben zwei Prothalliumzellen erhalten, die sich weiter vermehren, so daß sechs bis acht Zellen vegetativer Art im reifen

Pollen sich finden, dazu kommt die alsbald in Antheridiummutterzelle und ihre sterile Schwesterzelle zerfallende spermatogene Zelle und die Pollenschlauchzelle selbst. Diese gesamten Zellen wandern im Pollenschlauch abwärts und erst kurz vor der Befruchtung teilt sich die Antheridiummutterzelle und liefert einen nackten Kern und einen mit dichtem Plasma umhüllten fertilen Kern, der weitaus größere Dimensionen annimmt.

Die Entwicklung der weiblichen Gametophyten ist in allen beobachteten Fällen sehr ähnlich. Zahl und Ausbildung, Lage und Form der Archegonien sind in den verschiedenen Arten und Gattungen etwas verschieden. Auch die Embryobildung ist im wesentlichen dieselbe.

Nach den Ergebnissen der Arbeit sind die *Podocarpoideae* den *Abieteae* am nächsten verwandt, wogegen alle anderen Gruppen der *Coniferen* erst in weiterer Linie ihnen verwandt erscheinen können. Ferner dürften die *Taxeen* über *Cephalotaxus* hinweg mit *Podocarpus* in Verbindung stehen.

Podocarpus spinulosa. Das Pollenkorn besitzt nach Brooks und Stiles (1910) einen Prothalliumkomplex von acht Zellen. Es verhält sich im übrigen wie das von *P. ferruginea* und *dacrydioides* nach den Angaben Jeffreys und Chryslers. Brooks und Stiles sehen die *Podocarpoideen* als eine Gruppe ohne festen Zusammenhang mit den *Taxeen* und ohne bestimmte Verwandtschaft zu den *Abieteen*, aber mit wahrscheinlicher Verbindung mit den *Araucarieae* an.

Dacrydium besitzt die gleichen Abweichungen in der Pollenentwicklung wie *Podocarpus* (Jeffrey und Chrysler 1907). Nach Young (1907) behält der generative Kern, der in Begleitung von vier nackten Prothalliumkernen und des nackten vegetativen Pollenschlauchkernes in den Pollenschlauch eintritt, auch seinen Zellkörper.

Von den beiden Prothalliumzellen teilt sich entweder bloß die zweite (*D. Bidwillii*) oder beide (*D. laxifolium* und *D. cupressinum*).

Die Entwicklungsgeschichte der haploiden Generation, die Befruchtung und Embryologie von *Dacrydium* schildert Sinnot (1913).

Über die Entwicklung der Gametophyten von *Dacrydium laxifolium* und *D. Colensoi* berichtet Stiles (1912). Er hebt vor allem die Ähnlichkeit mit *Podocarpus* und *Phyllocladus* hervor.

Unterfamilie ***Phyllocladoideae***. Sekundäre Vermehrung der ♂ Prothalliumzellen. Acht freie Kerne im Proembryo vor der Wandbildung.

Phyllocladus alpina. Die Mikrosporen haben nach Kildahl (1908) zwei Prothalliumzellen. Bei der Bestäubung enthält die Mikrospore vier oder fünf freie Kerne, nachdem die Zellwände sich aufgelöst haben.

Der Pollenschlauch kommt in Berührung mit dem weiblichen Prothallium, wenn dieses sich noch im vielkernigen Stadium befindet. Das Ende des Pollenschlauches ist annähernd so groß als das ganze Archegonium. Alle Kerne des Pollenschlauchs werden in die Eizelle ausgestoßen.

Bei der Bildung der Zellwände im Proembryo sind acht freie Kerne vorhanden.

Eine weitere Untersuchung über *Phyllocladus* liegt von Sinnot (1913) vor.

Stiles (1912) gibt die Bildung von ein bis vier Archegonien im Prothallium an.

Nach Young (1910) geht der Embryosack aus der untersten Zelle der dreigeteilten Mutterzelle hervor; es werden vier Halszellen gebildet; eine Bauchkanalzelle, jedoch ohne feste Wandbildung wird abgetrennt.

Die Archegonien vertiefen sich ein wenig, indem die Prothalliumwand rings um sie emporwächst. Der sich in die Vertiefung einfügende Pollenschlauch übt auf die dicke, das Prothallium rings umschließende Wand einen langsam auflösenden Einfluß aus, worauf dem Eintritt seiner generativen Zellen ins Archegonium kein Widerstand mehr entgegensteht; die Halszellen bleiben intakt.

Die nach Abgabe der sterilen Schwesterzelle aus der spermatogenen Zelle entstehenden generativen Zellen sind von verschiedener Größe, nur die größere ist funktionsfähig.

Phyllocladus besitzt primitive Kennzeichen der *Taxoideen*, die bei den *Podocarpoideen* verschwinden; anderseits besitzt *Phyllocladus* primitive Charaktere der *Podocarpoideae*, die bei den *Taxoideen* verschwunden sind. Die Ähnlichkeiten mit den *Podocarpoideae* sind so ausschlaggebend, daß die Unterfamilie der *Phyllocladoideen* diesen angegliedert werden kann.

Unterfamilie ***Taxoideae.*** Keine ♂ Prothalliumzellen. 32 freie Kerne im Proembryo vor der Wandbildung.

Cephalotaxus drupacea. Lawson (1907) fand zehn haploide Chromosomen. Ischikawa (1916) fand jedoch die Haploidzahl 12. Bei der Teilung des Zentralkerns wird keine Zellwand gebildet, so daß keine Bauchkanalzelle entsteht (Arnoldi 1900). Das reife Pollenkorn besteht nach Lawson aus dem vegetativen Kern und der spermatogenen Zelle. Prothalliumzellen fehlen vollständig. Die beiden Spermakerne sind von gleicher Größe. Es finden sich meist vier Archegonien mit je zwei, selten drei Halszellen. Ein Bauchkanalkern wird gebildet, er degeneriert vor der Befruchtung. Nachdem im Proembryo sechzehn Kerne gebildet sind, setzt die Wandbildung ein. Lawson glaubt, daß *Cephalotaxus* einen sehr jungen Typ unter den *Coniferen* vorstelle.

Cephalotaxus fortunei. Coker (1907) fand als Abnormität einmal im Archegon statt der zwei Kerne drei Kerne, was Porsch (1907) als primitives Merkmal deutet, da er den dritten Kern als homolog mit einem Halskanalkern eines Farnarchegoniums ansieht. Der Bauchkanalkern degeneriert vor der Befruchtung, so daß er zu dieser Zeit nicht mehr auffindbar ist. Es werden zwei ungleich große Spermazellen gebildet. Im Proembryo sind sechzehn freie Kerne vorhanden, bevor Wandbildung eintritt.

Torreya californica. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Robertson (1904) etwa acht. Die unterste der vier Makrosporen entwickelt sich zum Prothallium. Es werden gewöhnlich drei Archegonien gebildet mit je vier bis sechs Halszellen. Es wurden auch Kernspindeln in der Zentralzelle gefunden, die auf die Bildung einer Bauchkanalzelle bzw. eines Bauchkanalkerns hinweisen. Das männliche Zytoplasma nimmt an der Befruchtung teil.

Torreya taxifolia. Nach Coulter und Land (1905) geht die Entwicklung des Pollenkorns in gleicher Weise vor sich wie bei *Taxus baccata.* Von den beiden generativen Kernen dient auch nur der größere zur Befruchtung. Die Keimung der Makrospore beginnt mit der gewöhnlichen freien Kernteilung. Die Kerne sind im zytoplasmatischen Wandbelag verteilt, solange sie sechzehn bis zweiunddreißig sind. In diesem wenigkernigen Stadium ist immer eine schnabelförmige Verlängerung des Prothalliums nach oben in das Nuzellargewebe zu erkennen, die einen Kern enthält. Da dieser Kern den Platz der früheren Makrospore inne hat, ist daraus zu entnehmen, daß der Embryosack sich allein nach der Chalaza-

seite vergrößert hat. Die einzige Archegoniuminitiale liegt immer seitwärts der Mittellinie und nimmt oft die Stelle des oben erwähnten Schnabels ein, so daß sie aus dem Prothallium herausragt. Eine Halszelle wird abgeschnürt und teilt sich antiklin, so daß also zwei Halszellen gebildet werden. Eine Bauchkanalzelle wurde nicht beobachtet, auch keine Teilung des Zentralkerns. Da aber von Robertson bei *T. californica* die Spindeln des Zentralkerns gesehen wurden, ist mit großer Wahrscheinlichkeit ein Bauchkanalkern auch bei *T. taxifolia* vorhanden. In einem Falle wurden zwei Archegonien festgestellt. Bei der Befruchtung dringt der größere Spermakern mit seiner Zytoplasmaschicht in die Eizelle ein und verschmilzt mit dem Eikern. Das männliche Zytoplasma legt sich um die Oberfläche des Eikerns und ist an seiner Färbung sowohl nach der ersten als der zweiten Teilung des Keimkerns noch zu erkennen. Im vierkernigen Stadium des Proembryos beginnt die Zellwandbildung. Wenn der Proembryo zwölf bis achtzehn Zellen besitzt, füllt er die Eizelle völlig aus.

Taxus baccata. Bald nach der Keimung des Pollenkorns auf dem Nuzellus findet nach Belajeff (1891) eine Zellteilung statt. Die kleinere, spermatogene Zelle teilt sich dann nochmals und von den beiden Tochterzellen wandert die vordere, die Antheridiummutterzelle, in den Pollenschlauch, während die hintere, die Stielzelle, mit der vegetativen Zelle des Pollenkorns verschmilzt. Ihr Kern wandert darauf ebenfalls nach der Spitze des Pollenschlauches und überholt allmählich die Antheridiummutterzelle, vor der sich dann zwei freie Kerne befinden. In diesem Stadium hat inzwischen in der Antheridiummutterzelle auch eine Teilung stattgefunden. Die Tochterzellen sind aber sehr ungleich, die eine, der Eizelle abgekehrte, ist abgeplattet und bedeutend kleiner als die andere, die als die eigentliche Sexualzelle aufzufassen ist und den in die Eizelle übertretenden Kern enthält.

Von Overton (1893) und Strasburger (1904) wurde die Haploidchromosomenzahl acht ermittelt.

Von Coker (1904) wird für die Makrosporenmutterzelle typische Tetradenbildung angegeben. Strasburger (1904) und Coker (1904) beobachteten gelegentlich das Vorkommen von zwei Prothallien in einer Samenanlage.

Nach Strasburger sind meist drei bis fünf Makrosporenmutterzellen vorhanden, gewöhnlich tritt aber nur eine in Teilung. Von den vier in einer Reihe liegenden Makrosporen entwickelt sich gewöhnlich, aber nicht immer, die unterste zum Embryosack. Dessen Kern teilt sich rasch weiter; die Tochterkerne liegen schon, wenn sie in Vierzahl sind, annähernd gleichmäßig im Wandbeleg angeordnet. Bald erfolgt die Anlage der Archegonien, etwa zehn an der Zahl.

In einem Falle hatten sich zwei Makrosporen derselben Reihe weiterentwickelt.

Taxus canadensis Willd. hat nach Dupler (1917 und 1920) sukzedane Tetradenbildung bei den Pollen. Gelegentlich entstehen aus einer Pollenmutterzelle fünf bis sechs Mikrosporen. Das reife Pollenkorn ist einkernig; Prothalliumzellen sind nicht vorhanden. Bei der Keimung teilt sich der Kern in Pollenschlauchkern und spermatogene Zelle; letztere teilt sich in Antheridiummutterzelle und Stielzelle, die Antheridiummutterzelle bildet zwei ungleich große Zellen, von denen nur die größere funktionsfähig ist. Das Archespor ist vielzellig, jedoch werden nur ein bis zwei Makro-

sporenmutterzellen ausgebildet. Ein Bauchkanalkern wird nicht abgegeben. Häufig werden mehrere Gametophyten in einer Samenanlage gebildet. Oft dringen sehr viele Pollenschläuche (bis 22! wurden gezählt) in den Nuzellus ein. Die Haploidzahl ist nach Ishikawa (1916) 12.

Familie Pinaceae.

Die *Araucarieae* zeigen bereits die Reduktion der Spermazellen dadurch, daß nur noch eine Spermazelle mit zwei Spermakernen ausgebildet wird. Der eine dieser Spermakerne degeneriert. Im übrigen zeigen die *Araucarieae* ihren Anschluß an die *Podocarpeae* dadurch an, daß in den Prothalliumzellen im Pollenkorn ebenfalls antikline Scheidewände angelegt werden und später die Zellwände aufgelöst werden, so daß eine große Anzahl freier Kerne sich im Pollenkorn befindet.

Die *Abieteen* sind dadurch gekennzeichnet, daß nur eine generative Zelle gebildet wird, und daß die beiden Spermakerne meist schon von Anfang an verschieden groß sind. Im Pollenkorn findet man noch zwei plattgedrückte Zellen, die als Reste der vegetativen Zellen des Prothalliums anzusprechen sind.

Die *Taxodieae* zeigen ihre nahe Verwandtschaft mit den *Cupresseae* darin, daß sie meistens zwei gleichgroße Spermazellen ausbilden und ihnen anderseits vegetative Prothalliumzellen fehlen.

Bei den *Cupresseae* finden wir zwei gleich gut ausgebildete Spermazellen, die beide zur Befruchtung geeignet sind; hingegen fehlen hier die vegetativen Zellen des Prothalliums.

Agathis australis. Die antiklinen Teilungen der Prothalliumzellen in den Mikrosporen, die in gleicher Weise wie bei *Araucaria* stattfinden, werden von Jeffrey und Chrysler (1907) beschrieben. Sechs bis dreizehn Kerne hatten bereits Thomson (1905) und Nicolosi Roncati (1907) in den Pollenschläuchen von *Agathis*-Arten gesehen.

Das weibliche Prothallium trägt nach Eames (1913) zahlreiche Archegonien. Die Wandzellenschicht ist am Archegoniumhals unvollständig. Die Wandzellen sind sehr dickwandig. Die Archegonien liegen auch nicht am Scheitel, sondern im oberen Drittel des Prothalliums mehr seitlich rings um das Prothallium. Ihre Zahl ist meist 9—15 oder mehr. Sie sind hier tief ins Gewebe eingebettet und bisweilen ist der zum Halse führende schmale Kanal völlig überwachsen. Die ungewöhnlich große gewebezerstörende Kraft der Pollenschläuche scheint diese scheinbaren Nachteile aber wieder auszugleichen. Die Halszellen, die in Zahl von 12—20 in strahliger Anordnung vorhanden sind, erlauben die Passage des Pollenschlauches nicht und zwingen ihn seitlich ins Ei einzutreten. Es werden zwei Spermakerne von ungleicher Größe ausgebildet. Der Keimkern bleibt in zentraler Lage und es finden 5—6 freie Kernteilungen statt. Von den drei Etagen des Proembryo bildet die mittlere den eigentlichen Embryo, die obere den Suspensor und die untere eine Art Schutzkappe.

Es handelt sich bei den *Araucarieen* nach Eames nicht um primitive sondern sehr spezialisierte Bildungen.

A. (= *Dammara*) *robusta.* Nicolosi Roncati (1907) wies im reifen Pollenkorn sechs bis zehn Kerne nach. Er glaubt in dem Vorkommen der zahlreichen freien Kerne eine Beziehung zu phylogenetisch älteren Arten besonders den *Cordaitales* zu finden. Es handelt sich hier aber un-

zweifelhaft um eine Neuerwerbung, dafür spricht vor allem die Auflösung der Zellwände.

Araucaria brasiliensis. Von Burlingame (1913) wurden acht haploide Chromosomen gezählt. Bei der Entwicklung des Pollenkorns teilt sich die Prothalliumzelle mehrmals und die Kerne werden frei. Die spermatogene Zelle teilt sich in Antheridiummutterzelle und sterile Schwesterzelle, welche mit den Prothalliumzellkernen frei im Zytoplasma des Pollenkorns liegen. In diesem Zustande wird der Pollen verstäubt und bleibt auf der Samenanlage ungefähr ein Jahr; dann sendet er einen langen Pollenschlauch mit zwei ungleichen Spermazellen aus. In dem männlichen Zytoplasma finden sich blepharoplastenähnliche Körperchen. Die männlichen Zellen passieren die Halszellen, ohne sie zu verletzen.

Die Makrosporenmutterzelle bildet nach Burlingame (1914) anscheidend vier Makrosporen, von denen eine sich zum Prothallium entwickelt, das sich nun andauernd vergrößert und schließlich ohne Zellbildung etwa zweitausend freie Kerne in dicker wandständiger Plasmaschicht aufweist. Endlich beginnt die Zellbildung am Scheitel, schreitet am Rande fort und geht dann zentripetal bis zur Mitte und bis zur völligen Ausfüllung des Embryosackes mit Prothalliumgewebe. Äußere Zellen bleiben einkernig, im Inneren treten mehrkernige Zellen vielfach auf. Die Archegonien sind einzeln oder in Gruppen vereint am Scheitel und überhaupt randständig vorhanden, ihr Hals besteht aus einer Lage von meist zwölf Zellen. Sie werden durch stärkeres Wachstum benachbarter Zellen oft überwachsen. Die Abgabe einer Bauchkanalzelle wurde beobachtet.

Der Pollenschlauch ist sehr lang und bildet zahlreiche kleine seitliche Haustorialverzweigungen; er verbindet auf diese Weise die Merkmale des *Cycadeen-* und *Coniferen-*Pollenschlauches. Es scheint sich hier um eine sehr primitive Bildung zu handeln. In dem männlichen Zytoplasma, das nach der Kopulation den Zygotenkern umgibt, wurden blepharoplastenähnliche Bildungen beobachtet.

Die freien Kernteilungen im Proembryo sind nach Burlingame (1915) auf das männliche Zytoplasma beschränkt, das den befruchteten Eikern umgibt und mit dem Proembryo wächst. Die Anzahl der freien Kerne beträgt 32—45, vielleicht auch mehr. Bei der Zellwandbildung liegen die Kerne konzentrisch.

Araucaria Bidwillii. Lopriore (1905) gibt etwa zwölf haploide Chromosomen an. Nach der Teilung des primären Pollenkerns bleiben die Tochterkerne nur kurze Zeit in Ruhe; der wandständige liegt in einem spindelförmigen Plasmabelag und ist von dem inneren durch eine deutliche Scheidewand getrennt. Nach der ersten Teilung können zwei Fälle eintreten. Entweder teilt sich nur der innere oder mit diesem auch der wandständige Kern. Im ersteren Falle legt sich einer der Teilkerne über den wandständigen Kern in Form einer konkaven Linse, während der andere Teilkern kugelige Gestalt annimmt und in den Ruhezustand übergeht. Im zweiten Fall treten fast gleichzeitig die zwei Kerne in Teilung ein, und zwar derart, daß die zwei Spindeln der Teilungsfiguren senkrecht zueinander stehen. Von den vier so entstandenen Kernen liegen die beiden zentralen kalottenförmig übereinander, während die beiden anderen sich unter ihnen nebeneinander der Wand anlegen. Von den zentralen Kernen teilt sich gewöhnlich der mittlere nochmals in paralleler Richtung zu der vorigen

Teilungswand, während der andere in den Ruhezustand übergeht und kugelige Gestalt annimmt.

Die zwei wandständigen Kerne teilen sich nun mit zur Außenwand des Pollenkornes senkrechten Spindeln, und so geht die Teilung der daraus entstandenen Kerne oder der vorhergehenden fort, bis etwa die Anzahl von fünfzehn erreicht ist. Später pflegen anstatt zweier drei Kerne in Teilung zu treten, so daß die zuerst fast vorwiegend ungerade Zahl bald eine gerade, bald eine ungerade ist.

Die zuerst entstandene Pyramide von übereinanderliegenden Zellen verliert allmählich ihre Regelmäßigkeit, indem die zuletzt entstandenen Kerne nach einer peripherischen Lagerung streben und durch ihre von der Mitte nach der Wand graduell zunehmende Aufnahmefähigkeit für Gentianaviolett ihre sukzessiv erfolgte Teilung erkennen lassen.

Die Zellen behalten ihre Membran solange, bis etwa fünfzehn Kerne vorhanden sind, dann verschwindet sie und es sind nun die Kerne isoliert im Plasma zu sehen.

Die zwei ersten Zentralkerne teilen sich nicht mehr; sie besitzen kugelige Gestalt und ein lockeres Kerngerüst. Der eine von ihnen wird später mit einer Hülle von Stärkekörnern umsäumt, der andere dagegen nicht.

Die freien zahlreichen Kerne verlieren während der Keimung des Pollenschlauches ihre grobe undurchsichtige Struktur und lassen die Chromatinkörner gut erkennen, der Nukleolus verschwindet. Ihre Zahl in gekeimten Pollenkörnern beträgt 20, 36 oder 44. Wahrscheinlich sind die zahlreichen kleinen Kerne als generative, die zwei großen als vegetative Kerne aufzufassen (?).

Lopriores Beobachtungen wurden an künstlichen Kulturen in Nährstofflösung ausgeführt und verlangen somit noch eine weitere Klarlegung. Loprioré selbst erwartet diese erst von dem Studium des Befruchtungsvorganges. Dieser wird nach Anschauung Strasburgers (1908) zeigen, daß die vielen nackten Kerne nicht Spermakerne sind, daß der generative Kern vielmehr auch hier in einem generativen Zellkörper liegt und in diesem eine Zweiteilung erfährt.

Thomson (1905) fand im Pollenschlauch mehr als dreißig Kerne. Eine Teilung der Antheridiummutterzelle soll nach Thomson (1907) hier nicht mehr ausgeführt werden.

Picea excelsa. Nach Miyake (1903) finden sich zwölf Chromosomen in der haploiden Generation. Das reife Pollenkorn enthält die große Pollenschlauchzelle, zwei kleinere, die Antheridiummutterzelle und die Stielzelle, sowie die Überreste von zwei desorganisierten Prothalliumzellen. Das Pollenkorn keimt wenige Tage nach der Bestäubung.

Die Antheridiummutterzelle und die Stielzelle sind zuerst an Größe und Aussehen gleich, dann beginnen sie zu wachsen und nehmen ein verschiedenes Aussehen an. Die Antheridiummutterzelle vergrößert sich schneller, ihr Zellkern ist mehr oder weniger rund und besitzt einen deutlichen Nukleolus, das Zytoplasma ist dicht und feinkörnig, während die Stielzelle einen kleineren Kern und ein sehr vakuoliges Zytoplasma besitzt. Die bei der Teilung der Antheridiummutterzelle angelegte Zellwand verschwindet später, die beiden Spermakerne sind von ungleicher Größe und von einem gemeinsamen Zytoplasma umgeben.

Das Archegonium bildet sich gewöhnlich als einzelne Zelle an der Oberfläche des weiblichen Prothalliums. Frühzeitig teilt sie sich in zwei

Zellen, von denen die obere die Halszellen bildet, während die untere nach Bildung der Bauchkanalzelle zur Eizelle wird.

Die Zahl der Archegonien in jedem Prothallium variiert von zwei bis sieben, meistens sind es jedoch vier.

Die Spindel des Zentralkerns läuft nach unten spitz zu, während sie nach oben breit an die Membran ansetzt. Der Kern der Bauchkanalzelle degeneriert bald. Zur Zeit der Befruchtung stellt die Bauchkanalzelle nur eine Art Haube vor. Bei der Befruchtung kopuliert der größere Spermakern mit dem Eikern. Der befruchtete Eikern teilt sich bald in zwei kleinere Kerne; diese teilen sich darauf gleichzeitig. Dann erreichen die vier Kerne ihre volle Größe und begeben sich zur Basis des Archegoniums. Dort teilen sich die Kerne nochmals und dann tritt um diese acht Kerne Zellwandbildung ein.

Öfters wurden Archegonien ohne Halszellen gefunden, auch wurden mehrmals zwei Archegonien übereinanderliegend beobachtet, von denen das untere, größere, keine Halszellen besaß, während bei beiden die Bauchkanalzelle gebildet wurde.

Nach Pollock (1906) variiert die Anzahl der Prothalliumzellen im Pollenkorn von eins bis drei, obgleich letztere Zahl sich nur in 3,8 % fand. Die Anordnung der Prothalliumzellen kann ebenfalls verschieden sein, denn in einzelnen Fällen liegen die Zellen nebeneinander statt voreinander. In 2,4 % wurden Zwillingskörner gefunden, die zwei mehr oder weniger entwickelte Gametophyten besaßen.

Die Keimung des Pollenschlauches hatte Belajeff (1893) zuerst beschrieben.

Picea canadensis. Nach Hutchinson (1915) verläuft der Entwicklungsgang von *P. canadensis* mit wesentlichen Abweichungen von dem bei *P. excelsa.* Teils verläuft die Entwicklung in analoger Weise, teils wird nur eine oder gar keine degenerierende Prothalliumzelle gebildet. Für einen vierten Typus wird die Entstehung von zwei Antheridien angegeben, während beim fünften Typus die primäre Pollenkornzelle zunächst in zwei gleiche Schwesternzellen geteilt wird, von denen jede eine Antheridialgruppe erzeugt, so daß ebenfalls ein Pollenkorn mit zwei Antheridien entsteht.

Pseudotsuga Douglasii. Die reifen Pollenkörner enthalten nach Lawson (1909) die Reste zweier Prothalliumzellen, die spermatogene Zelle und den Pollenschlauchkern. Der Pollen gelangt nicht auf den Nuzellusscheitel, sondern bleibt in der erweiterten Mündung der Mikropyle liegen. Es werden zwei generative Kerne von ungleicher Größe in gemeinsamer Plasmamasse gebildet. Bemerkenswert erscheint, daß nach Anlegung einer den Embryosack auskleidenden einschichtigen Prothalliumlage, deren Zellen in die Vakuole hineinwachsend einige Zeit hindurch mehrkernig werden und schließlich durch weiteren Zerfall den Raum ausfüllen, eine auffallende Verschiedenheit in der Stärke der Embryosackwandung hervortritt.

Über Archegonienbildung, Abgabe der Bauchkanalzelle und Befruchtung wird nichts Abweichendes berichtet. Bei der ersten Teilung des Keimkernes treten reichliche Massen von Chromatinkörnern oder dichten Plasmaansammlungen zu eigenartigen spindelähnlichen von faserigem Plasma durchzogenen Figuren zusammen.

Tsuga canadensis. Mottier (1892) stellte fest, daß normalerweise

zwei Halszellen gebildet werden, nur in seltenen Fällen finden sich drei in einer Reihe übereinander vor.

Murrill (1900) zählte zwölf haploide Chromosomen. Der Kern der Zentralzelle liegt wie bei *Abies balsamea* nahe den Halszellen doch nicht so anliegend wie bei *Pinus* und *Picea*. Vor der Teilung des Zentralkerns sammelt sich das Chromatin in der Mitte der Kernhöhle an. Am unteren Pole des Kerns sammelt sich vor der Spindelbildung dichtes Zytoplasma an.

Abies pectinata besitzt nach Cavara (1900) in jedem Prothallium zwei oder drei Archegonien, selten nur eins und noch seltener mehr als drei.

Abies balsamea. Miyake (1903) gibt zwölf haploide Chromosomen an. Die Anzahl der Archegonien in jeder Samenanlage wechselt von eins bis vier, gewöhnlich findet man zwei. Der Hals des reifen Archegoniums besteht gewöhnlich aus drei oder vier Zellreihen mit vier Zellen in jeder Reihe. Die Tapetenzellen des fast reifen Archegoniums suchen sich oft zu teilen und zeigen deutlich ihre zwölf Chromosomen. Der Kern der Zentralzelle ist nicht so eng an den Halszellen gelegen wie bei *Pinus* und *Picea*, sondern etwas getrennt von ihnen wie bei *Tsuga*. Er hat einen großen Nukleolus und zeigt vor der Teilung eine Anhäufung des Chromatins nahe der Mitte. Bei der Spindelbildung zeigt sich die Spindelausbildung, die außerhalb des Kernes angelegt wird, am unteren Pole mehr als am oberen. Nach der Bildung der Bauchkanalzelle ist deren Kern dem Eikern fast an Größe gleich und zeigt eine zeitlang eine gleiche Entwicklung. Die Bauchkanalzelle bleibt gewöhnlich bis zur Befruchtung bestehen und ihr Kern findet sich oft nach dem Eintritt des Pollenschlauchinhaltes nahe der Spitze des Eies. Der reife Eikern liegt in der Mitte des Eies und ist mehr oder weniger oval. Unter den vorgefundenen anormalen Archegonien wurden solche ohne Halszellen und solche mit zwei übereinanderliegenden Archegonien beobachtet. In einem Falle fand sich ein doppeltes Archegonium ohne Halszellen und in dem oberen zwei Eizellen. Auch wurde ein Archegonium mit zwei Eizellen und zwei Bauchkanalzellen, aber nur einem Halsteil über der einen Bauchkanalzelle gefunden.

Bei der Befruchtung wird fast der ganze Inhalt des unteren Teiles des Pollenschlauches, einschließlich der beiden Spermakerne, die von ihrem eigenen Zytoplasma umgeben sind, die Stielzelle und der Pollenschlauchkern in das Ei übertragen. Der größere Spermakern schlüpft aus dem Zytoplasma der Spermazelle heraus und wandert direkt zum Eikern. Er legt sich dem Eikern an ohne in dessen Membran einzudringen. Das weitere Verhalten der kopulierenden Kerne wurde von Miyake nicht beobachtet.

Durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen bildet der Eikern vier freie Kerne, die bald zum unteren Ende des Eies wandern und sich dort simultan teilen. Nach Bildung von acht Kernen werden die Scheidewände angelegt.

Der zweite Spermakern, der Pollenschlauchkern und der Kern der Stielzelle teilen sich, oder versuchen sich im oberen Teile der Eizelle zu teilen. Ihre Teilungsfiguren sind aber mehr oder weniger anormal und zeigen degenerative Veränderungen.

Endlich beobachtete Miyake Bilder, die vielleicht die Befruchtung eines Kerns der zweiten Teilung des befruchteten Eikerns durch den zweiten Spermakern, also gewissermaßen eine Art doppelter Befruchtung zeigen. Bei der Bestäubung sind nach Hutchinson (1914, 1915) im Pollenkorn Stielzelle und Antheridiummutterzelle schon gebildet. Prothalliumzellen können ebensogut viele wie vier gebildet werden. Sowohl die Stielzelle als

auch die Antheridiummutterzelle können sich vor der Befruchtung teilen und alle so gebildeten Kerne können in die Eizelle eintreten, wie sich im Auftreten mehrerer Extrakerne im Proembryo zeigt.

Unter günstigen Bedingungen kann sich eine Prothallialzelle im Pollenkorn zu einer Antheridialzelle entwickeln; es entsteht dann ein Gametophyt mit zwei Antheridien. Die männlichen Kerne sind gleichwertig, einer verschmilzt mit dem Eikern und häufig verschmilzt der andere mit dem Bauchkanalkern. Der Kern der Bauchkanalzelle tritt oft durch die Zellwand in die Eizelle hinüber, vergrößert sich und verschmilzt mit einem der männlichen Kerne; durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen bildet sich hieraus ein Bauchkanalproembryo. (Vergleichbar mit der gelegentlichen Synergidenbefruchtung mancher Angiospermen!)

Nach der Befruchtung der Eizelle erscheinen zwei Chromatingruppen an der Basis des Eikerns; in jeder werden 2 X-Chromosomen gebildet. Die beiden zuerst entstandenen Spindeln vereinigen sich. Die Chromosomen nähern sich um X-Paare zu bilden, sie drehen sich umeinander und umschlingen sich. Jeder Teil eines Paares teilt sich in der Mitte, es entstehen zwei X-Paare von Segmenten. Diese trennen sich und bilden vier X-Chromosomen. Eine neue Spindel wird hierauf gebildet und 2 X-Chromosomen wandern zu jedem Pol.

Diese Angaben von Hutchinson bedürfen wohl einer Bestätigung.

Nach Hutchinson (1924) wird bei *Abies balsamea*, *A. grandis* und *A. amabilis* keine Rosette und kein Suspensor mehr gebildet. Nur selten wird eine dritte Etage eingeschoben, die man als Suspensor oder als Rosette auffassen kann. Häufig findet sich Polyembryonie durch Spaltung der Embryoanlage.

A. (= *Keteleeria*) *Fortunei.* Nach Hutchinson (1917) besitzt das reife Pollenkorn zwei Prothalliumzellen, eine spermatogene Zelle und den vegetativen Zellkern.

Larix europaea D. C. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Strasburger (1879) gewöhnlich drei Tochterzellen. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Strasburger (1892) und Němec (1910) 12. Von Devise (1914) wird die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen beschrieben. Nach der Befruchtung stellt nach Wóycicki (1924) sich im Prothalliumgewebe ein neuer Schub von Kernteilungen ein, wodurch die betreffenden Prothalliumzellen zwei und vier Kerne erhalten. Zellwände werden nicht gebildet.

Larix sibirica. Juel (1900) zählte zwölf haploide Chromosomen. Die Makrosporenmutterzelle bildet vier Makrosporen.

Larix leptolepis. Ishikawa (1901) gibt zwölf haploide Chromosomen an. Die allgemeinen Verhältnisse der Samenanlage sind nach Doyle (1916) die gleichen, wie sie von Lawson für *Pseudotsuga Douglasii* beschrieben sind. Häufig wurden doppelte Pollenkörner beobachtet.

Larix dahurica Turcz. Belajeff (1894) und Wóycicki (1906) geben zwölf Chromosomen für die haploide Generation an. Die Teilungen in den Pollenmutterzellen wurden zuerst von Belajeff (1894) beschrieben. Nach der Befruchtung stellt sich wie bei *L. europaea* eine Kernvermehrung ein (Wóycicki 1924).

Pseudolarix Kaempferi. Miyake und Yasui (1911) zählten zwölf haploide Chromosomen. Die einzige vorhandene Makrosporenmutterzelle bildet eine Reihe von Zellen, von denen die unterste zum weiblichen Game-

tophyten wird. Die große zentrale Vakuole des weiblichen Prothalliums scheint bereits im Ein zellstadium gebildet zu werden. Das Prothallium ist von einem mehrschichtigen Tapetum umgeben. Die Anzahl der Archegonien im Prothallium schwankt zwischen vier und sieben, meistens sind es fünf oder sechs. Es werden acht Halszellen in zwei Lagen gebildet. Bei der Teilung der Zentralzelle kontrahiert sich das Chromatin des Kerns zuerst wie bei der Synapsis. Die Struktur und Entwicklung der Gametophyten und die Embryobildung folgt dem normalen *Abietineen*-Typus.

Cedrus atlantica. Das reife Pollenkorn enthält nach Smith (1923) zwei Prothalliumzellen, eine Stiel-, eine Antheridiummutterzelle und den vegetativen Pollenkern. Es wird nur eine Makrosporenmutterzelle angelegt; möglicherweise ist Apogamie vorhanden. Es findet Fragmentation des Bauchkanalkerns statt.

Pinus silvestris. Strasburger (1892) und Blackman (1898) geben zwölf haploide Chromosomen an. Farmer (1892) beobachtete das gelegentliche Vorkommen von zwei Prothallien in einer Samenanlage. Nach Ferguson (1904) schwankt die Anzahl der aus einer Makrosporenmutterzelle stammenden Makrosporen bei den verschiedenen Arten von *Pinus* von drei bis vier, doch gibt es auch bei derselben Art Abweichungen, wenn auch eine bestimmte Tendenz vorherrscht. Nach Mottier (1892) werden acht Halszellen gebildet, die in zwei Etagen zu je vier angeordnet sind.

Cutting (1908) untersuchte die Pollenschläuche von *Pinus silvestris* und fand stets nur eine Spermazelle mit zwei ungleich großen Kernen. Die Reduktion der Spermazelle dürfte mit der geringeren Anzahl der Archegonien zu erklären sein. Gleichzeitig wird eine unveröffentlichte Beobachtung von Blackman mitgeteilt, wo der Pollenschlauch seitlich im Gewebe vorgedrungen war, woraus geschlossen wird, daß bei den Verfahren von *Pinus* die Archegonien einen größeren Teil der Oberfläche des Prothalliums einnahmen.

Pinus maritima L. Saxton (1912) berichtet über eine anormale Prothalliumbildung. Die gewöhnlich terminale Gruppe von zwei oder drei Archegonien wurde ersetzt durch zwei seitliche Gruppen von je zwei Archegonien.

Pinus Laricio. Chamberlain (1899) zählte zwölf als Haploidchromosomenzahl, auch die *var. austriaca* besitzt nach Ferguson (1904) die gleiche Haploidzahl. Die Bauchkanalzelle geht bereits frühzeitig zur Degeneration über, manchmal vor Bildung der Kernmembran. In anderen Fällen bleibt sie erhalten, und ihr Kern wird so groß wie der der Eizelle. Bei der Entwicklung des Eikerns nimmt das Chromatin die Form von Nukleolen an, die sich in der Kernmitte sammeln und sich hier zum Spirem entwickeln. Bei der ersten Teilung des Eikerns erscheint das Chromatin in zwei getrennten Massen. Das Verhalten der Spindelfasern ist ein Zeichen dafür, daß die Kinoplasmafasern eine Umbildung des netzartigen Zytoplasma darstellen. Es werden nach Coulter und Chamberlain (1901) vier Makrosporen gebildet. Die Wandbildung im Proembryo geht nach Kildahl (1907) in der Weise vor sich, daß die horizontalen Wände im Anschluß an die Kernteilung gebildet werden, sie werden infolgedessen etwas früher angelegt als die vertikalen, die sekundär zwischen den Kernen ausgebildet werden. Bei der dritten Teilung teilen sich die Kerne nicht immer simultan. Die Tetradenteilung der Mikrosporenmutterzelle verläuft nach dem simultanen Typus (Jurányi 1882).

P. pinaster. Saxton (1709) gibt die Haploidzahl 12 an; er glaubt, daß gelegentlich parthenogenetische Eientwicklung vorkomme, weil sich hier der Eikern öfter teile, bevor ein Pollenschlauch das Archegonium erreicht habe, und weil bei dieser Teilung nur eine Gruppe von Chromosomen zu erkennen sei, während bei normaler Befruchtung die elterlichen Anteile getrennt erscheinen. Endlich findet man bei normaler Befruchtung den zweiten Spermakern im oberen Teil der Eizelle, während bei anscheinend parthenogenetischer Entwicklung keine Spur davon zu finden ist.

Gewöhnlich werden nur zwei Archegonien im Prothallium ausgebildet. Der Embryo dringt wahrscheinlich nicht auf mechanischem Wege in das Prothalliumgewebe ein, sondern durch Auflösung desselben infolge Ausscheidung eines Enzyms.

P. rigida und *P. resinosa.* Die Haploidzahl beträgt nach Ferguson (1904) meistens 12.

P. Banksiana. Die Suspensor- und Embryoentwicklung wird von Buchholz (1918) beschrieben.

P. strobus. Von Ferguson (1901, 1904) und Bailey (1920) wurden meistens zwölf haploide Chromosomen gezählt. Es wird nur eine Schicht von Halszellen gebildet, die aus vier Zellen besteht, doch kommen gelegentlich Abweichungen vor. Bei der Teilung des Zentralkerns wird die multipolare Spindelanlage mehr oder weniger bipolar. Nach der Abtrennung der Bauchkanalzelle, welche bald degeneriert, treten im Eiplasma „Proteinvakuolen" auf, die wahrscheinlich von Nukleolus abstammen.

Bei der Befruchtung treten alle vier Kerne des Pollenschlauches in die Eizelle ein und der größere Spermakern kommt in eine Vertiefung des Eikerns zu liegen. Der kleinere Spermakern und der vegetative Kern können in anormale Mitosen eintreten, aber endlich werden sie, ebenso wie der Kern der Stielzelle, im Plasma aufgelöst.

Im befruchteten Ei sieht man nach Ferguson (1904) auch in den Prophasen des zweiten Teilungsschrittes zwei Knäuel getrennt nebeneinander auftreten. Für den dritten, im unteren Ende (dem morphologischen Scheitel) des Eies sich vollziehenden Teilungsschritt soll ähnliches gelten. Die erste Kernplatte tritt gleich als einheitliches Gebilde auf, ebenso verhalten sich die ihr folgende Anaphase und Telophase.

Nach Bildung von zwei Etagen von je vier Kernen bilden sich im Proembryo Zellwände.

Endlich weist Ferguson (1913) darauf hin, daß sie ebenso wie Němec bei *Gagea* und Brown bei *Peperomia* bereits früher bei *Pinus* auf den Einschluß von Zytoplasma zwischen den verschmelzenden Geschlechtskernen bei der Befruchtung aufmerksam gemacht hat.

Sciadopitys verticillata. Lawson (1910) gibt acht haploide Chromosomen an, Miyake (1916) [siehe Ischikawa (1916) fand jedoch die Haploidzahl 12. Die erste Teilung im Pollenkorn tritt noch im Mikrosporangium ein und liefert, durch eine sehr zarte Membran getrennt, die spermatogene Zelle und die Pollenschlauchzelle; jede Andeutung von Prothalliumzellen fehlt. In diesem Zustande wird das Pollenkorn frei. In der generativen Zelle des Pollenkorns werden zwei Spermakerne von etwas ungleicher Größe gebildet, wodurch ein Anschluß an die *Abieteen* erreicht wird.

Nach der Reduktionsteilung wird in der Makrosporenmutterzelle keine Zellplatte gebildet, aber nach der homöotypischen Teilung werden zwischen

den aus den beiden Tochterkernen entstandenen je zwei Enkelkernen Zellwände ausgebildet, so daß eine axiale Reihe von drei Zellen entsteht, von denen die mittelste zweikernig ist. Die unterste Makrospore entwickelt sich allein weiter und umgibt sich mit einem Tapetum. Vier bis sechs Archegonien werden an der Spitze des Prothalliums ausgebildet und jedes ist von Deckzellen umgeben. Diese Deckzellen zeichnen sich dadurch aus, daß ihre innere Lage während der Befruchtung durch eigenartige Verdickungen verändert wird.

Die erste Spindel des befruchteten Eikerns wird innerhalb der Kernwandung des Eikerns ausgebildet.

Cunninghamia sinensis. Nach Miyake (1910) finden sich zwölf Chromosomen in der haploiden Generation. Das reife Pollenkorn enthält zwei Zellen, die größere Pollenschlauchzelle und die kleinere spermatogene Zelle. Prothalliumzellen fehlen. Nach der Keimung des Pollenschlauches teilt sich die spermatogene Zelle in Antheridiummutterzelle und Stielzelle. Die Antheridiummutterzelle bildet zwei Spermazellen von gleicher Größe.

In jeder Samenanlage wird kurz vor der Bestäubung eine Embryosackmutterzelle angelegt; aus ihr gehen gewöhnlich drei Makrosporen hervor, von denen sich die unterste zum Gametophyten weiterentwickelt.

Während Miyake (1910) in jeder Samenanlage nur die Bildung eines einzigen Prothalliums beobachtete, fand Arnoldi (1900) manchmal bis zu fünf von verschiedener Größe in einer Samenanlage.

Das junge weibliche Prothallium ist von zwei bis vier Schichten von Tapetenzellen umgeben, während in älteren Stadien das Tapetum auf eine Zellschicht reduziert ist. Beim reifen Prothallium zeigt das Tapetum Desorganisationserscheinungen. Die Archegonien sind zu einer Gruppe vereinigt und von einer gemeinsamen einzelligen Zellschicht umgeben. Die Zahl der Archegonien in einer Gruppe beträgt dreizehn bis sechzehn. Die Anzahl der Halszellen in jedem Archegonium beträgt gewöhnlich vier.

Das Gewebe der Archegoniumgruppe hat in der Mitte steriles Prothalliumgewebe, um welches herum die Archegonium gelagert sind.

Der Bauchkanalkern wird kurz vor der Befruchtung abgegeben, ist aber im reifen Ei gewöhnlich schon verschwunden.

Nach der Befruchtung ist die Abgrenzung zwischen männlichem und weiblichem Kern solange zu erkennen, bis der Kern in Teilung übergeht.

Zellwandbildung beginnt nach der Bildung von acht freien Kernen.

In den Spermazellen beobachtet man bedeutende Stärkemengen. Diese Stärke umgibt anscheinend die verschmelzenden Sexualkerne mit einer dichten Hülle. Nach Ansicht von Nawaschin und Finn (1913) dürfte auch die „Zytoplasmahülle", die von anderen Forschern (Lawson 1907 bei *Thuja orientalis*, Ottley 1909 bei *Juniperus communis* und Coker 1903 bei *Taxodium*) bei der Kopulation der Sexualkerne beobachtet wurde, größtenteils aus Stärkeansammlungen bestehen.

Sequoia sempervirens. Shaw (1896) fand Makrosporangien mit drei Makrosporenmutterzellen, deren jede schließlich vier Tetradenzellen erzeugte. Eine Anzahl der Makrosporen gelangte zur Keimung. Nach etwa drei Wochen waren Prothallien mit etwa zwei Kernen gebildet, doch ist schon ein Prothallium größer als die anderen. Eines oder auch mehrere der kleinen Prothallien können ebensoviele Kerne wie das große enthalten. Das größere Prothallium wächst tief in das Nuzellusgewebe hinein, seine Kerne befinden sich sämtlich am unteren verbreiterten Ende. Dann tritt

eine periphere Lagerung der Kerne ein. Der obere Teil des Prothalliums degeneriert und bildet eine Art Suspensor. In dem oberen Teil des Nuzellus befinden sich auch die anderen nicht zur Ausbildung gelangenden Prothallien.

Die Pollenschläuche dringen nicht in der Nähe der Mikropyle in die Sporangienwand ein, sondern von der Seite im oberen Fünftel des Sporangiums.

Lawson (1904) zählte, soweit er es schätzen konnte, 16 haploide Chromosomen, doch glauben Goodspeed und Crane (1920), daß hier nur 12 Haploidchromosomen vorhanden sind. Die 4—6 Makrosporenmutterzellen teilen sich zweimal, doch bilden sich nur 8—12 Makrosporen, da nur eine der Tochterzellen die zweite Teilung vollführt. Alle Makrosporen beginnen zu keimen, aber nur 2—3 setzen die Entwicklung nach der ersten Kernteilung fort. Eine von ihnen entwickelt sich schneller als die anderen. In diesen „primären Prothallien" bilden sich Zellwände aus, während in den „sekundären Prothallien" keine Zellwände gebildet werden. Die „sekundären Prothallien" dienen zur Ernährung des primären, das allein Archegonien ausbildet. Zwei, gelegentlich vier Halszellen werden gebildet. Keine Bauchkanalzelle, nur ein Kern wird abgegeben.

Beide Spermakerne sind funktionsfähig und befruchten benachbarte Archegonien.

Bei der Bildung des Embryo finden keine freien Kernteilungen statt. Eine Reihe von vier Zellen bildet sich und die unterste hiervon teilt sich in Suspensor und Embryo.

Arnoldi (1899) hatte ebenfalls das Auftreten mehrerer Embryosäcke festgestellt. Er teilt das Endosperm von *Sequoia* in einen oder zwei vegetative und einen generativen Teil ein, von denen nur der letztere Archegonien trägt. Dieser Unterschied ist jedoch nicht aufrecht zu erhalten. Die Archegonien stehen meistens an den Seiten des Endosperms, und zwar kann man alle Übergänge zwischen einzeln stehenden Archegonien und Archegonienkomplexen wahrnehmen. Es wird niemals eine vollständige Deckschicht um die einzelnen Archegonien und Archegoniumkomplexe gebildet. Es nehmen nur einzelne Zellen, welche die Archegonien umgeben, die Eigenschaften von Deckschichtzellen an.

S. gigantea. Goodspeed und Crane (1920) fanden in den Wurzelspitzen 21—24 Chromosomen, niemals mehr, woraus sich die Haploidzahl 12 ergibt.

Cryptomeria japonica. Lawson (1904) gibt 9—10 haploide Chromosomen an. In der Samenanlage finden sich drei oder vier Makrosporenmutterzellen, jede von ihnen bildet Tetraden. Von den 12—16 Makrosporen entwickelt sich nur eine weiter, so daß in jeder Samenanlage nur ein Prothallium gebildet wird. Im Pollenkorn werden keine Prothalliumzellen gebildet. Der primäre Pollenkern bildet den vegetativen Kern und die spermatogene Zelle.

Die zahlreichen Archegonien liegen in einem gemeinsamen Lager von Deckschichtzellen, die Lawson als abortierte Archegonien ansieht.

Es entstehen vier Proembryonen, von denen gewöhnlich jeder einen Embryo hervorbringt; manchmal entsteht jedoch aus zwei oder drei verbundenen Suspensorzellen ein einziger Embryo.

Taxodium distichum. Nach Coker (1903) beträgt die haploide Chromosomenzahl wahrscheinlich zwölf. In der Mikrospore werden keine sterilen

Prothalliumzellen gebildet. Das Pollenkorn enthält die spermatogene Zelle und den vegetativen Pollenkern. Die beiden Spermazellen sind gleich groß, sie besitzen eine dichte Stärkeschicht um den Kern und sind durch eine „Hautschicht" abgegrenzt.

Die Makrosporenmutterzelle enthält ebenfalls wie auch ihre Tapetenzellen viel Stärke. Es finden zwei Teilungsschritte statt, doch werden nur drei Zellen gebildet, da die homöotypische Teilung nur in der unteren Zelle stattfindet. Die unterste Makrospore entwickelt sich weiter. Nach der Anlage der Archegonien werden viele Prothalliumzellen durch Mitose vielkernig. Es werden bis zu siebzehn Archegonien an der Spitze des Prothalliums angelegt.

Gewöhnlich wird in jeder Samenanlage nur ein Prothallium gebildet; nur in einem Falle beobachtete C o k e r zwei. Die Zahl der Halszellen beträgt 2—16 oder mehr. Der Zentralkern schnürt einen Bauchkanalkern ab, bildet aber keine Zellwand. Nach der Befruchtung teilt sich der Bauchkanalkern amitotisch und wandert in die Zellmitte, wo er anscheinend zur Ernährung des Embryo verwandt wird. Manchmal treten zwei Spermakerne in die gleiche Eizelle ein. Der Suspensor kann sich bei seiner Verlängerung teilen und es können dann mehrere Embryonen aus einem Archegonium hervorgehen.

Actinostrobus pyramidalis Mig. S a x t o n (1913) gibt acht haploide Chromosomen an. Die Pollenkörner sind zur Zeit der Verstäubung einkernig. Die bestäubungsfertige Samenanlage ist durch eine lange, weit geöffnete Mikropyle ausgezeichnet. Das Archespor ist meist nur einzellig und die Zelle wird sogleich zum Embryosack. Nur die Archegoniumanlagen entwickeln sich, die mit einem Pollenschlauch in Berührung kommen. Die übrigen Zellen werden dann in kleinere Prothalliumzellen zerlegt. Der Archegonhals ist zweizellig. Eine Bauchkanalzelle scheint auch abgegeben zu werden. Die reifen Archegonien sitzen im Innern des Prothalliums in Gruppen zu 20—30 in Verbindung mit einem durchlaufenden Pollenschlauch. Prothalliumzellen haben oft zwei oder vier Kerne. Im Pollenschlauch sind zwei Spermakerne vorhanden, die beide funktionieren, da sie in nebeneinanderliegende Archegonien eindringen und die Eizelle befruchten. Männlicher und weiblicher Kern sind meist von gleicher Größe. Der Keimkern tritt bald in Teilung ein; schließlich ist die ganze Keimzelle von einer Anzahl zweikerniger Zellen ausgefüllt, deren jede als gesonderter Proembryo lang auswächst und sich in die gestreckte Suspensorzelle und den vorerst einzelligen kleinen Embryo teilt.

Callitris. Das reife Pollenkorn ist nach S a x t o n (1909, 1913) einkernig. Bei der Befruchtung ist der Spermakern etwa ein Viertel so groß wie der Eikern. Es findet eine völlige Verschmelzung der beiden Kerne während des Ruhestadiums statt, aber in den Prophasen der ersten Teilung des Eikerns tritt eine Trennung der Chromosomen in zwei Gruppen (anscheinend männlich und weiblich) auf. Dies dürfte als wichtiger Beweis für die dauernde Individualität der männlichen und weiblichen Chromosomen anzusehen sein. Die Zellwandbildung beim Proembryo setzt ein beim Übergang vom vierkernigen in das achtkernige Stadium. Nach L a n d (1902) enthält das reife Pollenkorn zwei Kerne, den vegetativen Pollenkern und die spermatogene Zelle. Im Pollenschlauch bildet sich die Stielzelle und die beiden Spermakerne. Beide Spermakerne sind befruchtungsfähig. Etwa sechs Archegonien mit 2—6 Halszellen werden gebildet. Nach S a x t o n

(1913) ist *Widdringtonia* die primitivste Art der *Callitroideen* und unterscheidet sich am wenigsten von den *Cupressoideen*, während *Callitris* und *Actinostrobus* spezialisiertere Arten vorstellen.

Callitris (= *Widdringtonia*) *cupressoides*. Saxton (1909 und 1910) zählte sechs haploide Chromosomen. Ungefähr 64 Makrosporenmutterzellen werden angelegt, doch ist nur eine funktionsfähig. Eine große Anzahl von Archegonien, 30 bis etwa 100, sind in mehreren Gruppen geordnet, aber niemals an der Spitze des Prothalliums. Bei der Entwicklung des Proembryo werden Zellwände gebildet, wenn weniger als acht freie Kerne vorhanden sind. Der Pollen ist sehr reduziert. Der vegetative und der Kern der Stielzelle verschwinden bevor die Antheridiummutterzelle sich geteilt hat.

C. verrucosa. Die Haploidzahl beträgt nach Saxton (1910) 8—10.

C. cupressiformis. Saxton (1909) gibt als haploide Chromosomenzahl zwölf an.

C. Mülleri. Die Haploidchromosomenzahl ist nach Saxton (1909) zwölf.

C. quadrivalvis (= *Tetraclinis articulata*). Saxton (1913) fand zwölf haploide Chromosomen. Das reife Pollenkorn ist einkernig. Bei der Prophase der ersten Teilung des befruchteten Eikerns findet eine Sonderung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen statt. In dem Verhalten des Prothalliums, das die Archegonien erst auf einen vom Pollenschlauch ausgehenden Reiz anzulegen scheint, würde *Sequoia* einen analogen zu den *Callitrineen* überleitenden Fall bilden, während alle anderen *Cupressineen* ihren an Zahl beschränkten Archegonien einen festen Platz am Prothalliumscheitel anweisen.

Saxton glaubt, daß die *Callitris*-Gruppe sich von der *Cupressus*-Gruppe durch Formen wie *Tetraclinis* ableitet.

Libocedrus decurrens. Nach Lawson (1907) schwankt die Anzahl der Makrosporenmutterzellen zwischen 1—3, jede teilt sich zweimal und bildet Tetraden, nur eine der Makrosporen entwickelt sich weiter.

Es werden 6, 8—24 Archegonien gebildet, um den Archegonienkomplex befindet sich eine einzellige Deckschicht. Der Bauchkanalkern wird nicht durch eine Zellwand abgetrennt. Im Proembryo beginnt die Zellwandbildung im achtkernigen Stadium.

Im Pollenkorn werden keine Prothalliumzellen gebildet. Der reife Pollen enthält die Antheridiummutterzelle und den Pollenschlauchkern. Die Spermazellen sind gleich groß. Jede kann ein getrenntes Archegon befruchten.

Lawson hält die *Cupressineen* für weniger primitiv als die *Abietineen*, aber für primitiver als *Cephalotaxus*.

Thuja orientalis. Von Coker (1904) wird typische Tetradenteilung für die eine vorhandene Makrosporenmutterzelle angegeben.

Th. occidentalis. Land (1902) gab als Haploidchromosomenzahl zwölf an, während Knischewski (1904) acht fand. Es werden zwei gleichgroße Spermazellen gebildet. Bei der Teilung des Zentralkerns wird nach Land (1902) keine Zellwand angelegt. Zuweilen kann der Bauchkanalkern befruchtet werden und bringt dann einen kleinen Gewebekörper hervor.

Cupressus goveniana. Nach Juel (1904) finden sich in jedem Pollenschlauch 4—20 Spermazellen. Diese entstehen dadurch, daß die Teilungs-

produkte der Antheridiummutterzelle im Pollenschlauch die Teilungen fortsetzen. Juel möchte in dem Verhalten dieser *Cupressus*-Art eine Annäherung an ältere Typen, denen zahlreichere Spermazellen zukamen, erblicken. Nach Strasburger (1908) müßte jedoch zuerst festgestellt werden, ob es sich um einen normalen Vorgang handelte, denn die geschilderten Zellteilungen fanden in Pollenschläuchen statt, die in abnorm entwickelte Samenanlagen einer im Gewächshaus kultivierten Topfpflanze hineingewachsen waren. Bei älteren Typen (*Microcycas*) wird zudem eine größere Anzahl von Antheridiummutterzellen gebildet, die sich nur einmal teilen. Daher glaubt Strasburger, daß es sich hier um einen abgeleiteten Vorgang handelt, der den Fällen vermehrter generativer Kerne bei den Angiospermen, z. B. bei *Scilla*, anzureihen wäre.

Die Embryosäcke von *C. goveniana* zeigten sich bei Juel meist abnorm, insofern als Zellbildung in fast allen völlig ausblieb. Die Kerne im Wandplasma waren dabei von ungeheurer Größe, wahrscheinlich infolge amitotischer Teilungen. Zuweilen waren die Embryosäcke auch ganz zusammengedrückt und fast der ganze Raum wurde von den sehr vergrößerten Zellen der Chalaza eingenommen. Nur ein einziges Mal wurde ein normales zelliges Prothallium mit Archegonien beobachtet.

Juniperus communis. Belajeff (1891) stellte fest, daß der Pollenschlauch sich ebenso verhält wie der von *Taxus baccata.* Doch sind nach Belajeff (1903) die beiden generativen Zellen gleich groß und werden beide zur Befruchtung verwandt, und zwar dadurch, daß durch einen Pollenschlauch zwei Archegonien befruchtet werden. Nach Sludsky (1905) dauert das Wachstum des Pollenschlauches nicht mehr als zwei bis sechs Wochen. Seine Antheridiummutterzelle teilt sich erst spät. Während der Befruchtung sieht man im oberen Teil der Archegonien den vegetativen Kern des Pollenschlauches und Reste der Halszellen. Daraus schließt Sludsky, daß das Öffnen des Pollenschlauches und Heraustreten der Kerne schon weit außen erfolgt und diese, sowie der mechanisch zersprengte Hals der Archegonien, unter starkem Druck in die Eizelle eingeführt werden. Norén (1904, 1907) zählte elf haploide Chromosomen, während Norén (1907) bei der *var. depressa* 12 fand. Die Anzahl der aus einer Makrosporenmutterzelle stammenden Makrosporen schwankt zwischen drei und vier, meistens sind es drei. Das Archespor besteht aus mehreren Zellen, von denen nur eine zur Embryosackmutterzelle wird; die anderen bilden eine „Tapete".

Die Zahl der Archegonien schwankt zwischen vier und zehn. Sie grenzen unmittelbar aneinander und die Gruppe wird von einer ziemlich wohlausgebildeten „Deckschicht" umgeben. In den Plasmaanhäufungen in beiden Enden des Archegons treten Verdichtungen auf, die sich allmählich zu „Strahlungszentren" entwickeln. Sie werden sehr groß und zeigen dann eine Randzone und eine Zentralpartie, die stärker gefärbt sind. Nach der Befruchtung verschwinden sie. Das obere Zentrum scheint oft in näherer Beziehung zum Zentralkern des Archegons zu treten, und bei seiner Teilung liegt immer sein innerer Spindelpol in dem oberen Strahlungszentrum.

Der Bauchkanalkern wird niemals durch eine Wand vom Archegonplasma abgegrenzt und entartet in den meisten Fällen bald.

Bei der Befruchtung scheint die in das Archegon eindringende Spermazelle durch einen Saugprozeß hineingepreßt zu werden, wobei seine Membran platzt und Kern, Plasma und Stärke in die Eizelle eindringen. Das Plasma mit seinen Stärkekörnern bildet eine Schicht um den Kopulations-

kern. Ferner berichtet N o r é n über eigentümliches Verhalten der „Pseudonukleolen" in dem Kopulationskern.

Eine weitere Untersuchung wurde vorgenommen von O t t l e y (1909). Das Pollenkorn enthält nur eine Zelle, Prothalliumzellen fehlen. Der Pollenkern teilt sich bald nach der Bestäubung in spermatogene Zelle und Pollenschlauchkern. An demselben Tage, an dem sich die Antheridiummutterzelle in zwei gleich große generative Zellen teilt, teilt sich auch der Kern der Zentralzelle des Archegoniums.

J. virginiana. Die Entwicklungsgeschichte des männlichen und weiblichen Gametophyten stimmt nach O t t l e y (1909) völlig mit der von *J. communis* überein, nur teilt sich die spermatogene Zelle des Pollenkorns bei *J. virginiana* im frühen Sommer des Jahres, in dem die Bestäubung erfolgte, und die Befruchtung erfolgt dann Ende Juni oder Anfang Juli, während die spermatogene Zelle von *J. communis* überwintert und sich erst im nächsten April teilt.

6. Klasse.

Gnetales.

Familie Gnetaceae.

Bei *Gnetum* und *Tumboa* wird keine Stielzelle gebildet, sondern die spermatogene Zelle wird direkt zur Antheridiummutterzelle; diese wird durch Teilung ihres Kernes zweikernig. Hierin haben also die *Gnetales* Ähnlichkeit mit den Angiospermen, bei denen ja die antheridiale Zelle auch direkt zwei Spermakerne liefert. Pollentetradenbildung simultan.

Die Makrosporen von *Ephedra* und *Tumboa* besitzen ein wohlausgebildetes Prothallium, dessen Archegonien bei *Tumboa* freilich auf lange in das Nuzellusgewebe vordringende Schläuche beschränkt sind. *Gnetum* bildet kein Prothalliumgewebe, sondern zeigt den Embryosack mit zahlreichen im Plasma verteilten Eikernen gefüllt. Die beiden generativen Kerne des Pollenschlauches verschmelzen mit je einem Eikern. Von allen beim Eindringen mehrerer Pollenschläuche in größerer Zahl entstehenden Keimzellen kommt nur ein Embryo zur vollen Entwicklung.

Unterfamilie ***Ephedroideae.*** Reifes Pollenkorn mit zwei Prothalliumzellen, Stielzelle, Antheridiummutterzelle, Pollenschlauchkern. Die Antheridiummutterzelle teilt sich noch vor der Keimung des Pollenschlauches, so daß wir hier dieselbe Progression finden, wie bei den dreikernigen Pollenkörnern der Angiospermen. Im Proembryo nur zwei freie Kerne bevor Wandbildung eintritt.

Ephedra. Nach P o r s c h (1907) stellen die Deckschichtzellen von *Ephedra* frühzeitig in der Entwicklung zurückbleibende Archegonanlagen dar, welche in den Dienst der fertilen Schwesterarchegonien treten. Die Deckschichtzellen stimmen, abgesehen von ihrer geringen Größe, in den zytologischen Merkmalen mit den fertilen Archegonien vollkommen überein. Von den gewöhnlichen Deckschichtzellen der übrigen Gymnospermen unterscheiden sie sich auf den ersten Blick durch ihre relative Größe, die häufige Zwei- bis Dreizahl ihrer Kerne und ihre auffallende Übereinstimmung mit den fertilen Archegonien. In ihrer ersten Anlage sind sie von jenen der Archegonmutterzellen nicht unterscheidbar. S a n d a y und B e r r i d g e (1907) geben an, daß die Kernteilung in den Deckschichtzellen in

der Regel amitotisch erfolgt, im Gegensatz zur echt mitotischen Kernteilung des Zentralkerns der fertilen Archegonien. Doch soll auch bei den fertilen Archegonien nach Porsch amitotische Kernteilung vorkommen. Eikern und Bauchkanalkern der fertilen Archegonien sind häufig durch eine, diese beiden Kerne umgebende, Kinoplasmazone charakterisiert. In zahlreichen Fällen konnte Porsch genau dasselbe Verhalten bei den zwei- bis dreikernigen Deckschichtzellen beobachten, wo die Kinoplasmazone die einzelnen Kerne umschließt. Nach der Befruchtung der Eizelle bilden sich in der Eizelle normalerweise in wechselnder Zahl die proembryonalen Zellen. Aber auch die Deckschichtzellen sind befähigt, in ihrem Innern Proembryonen zu bilden.

Bemerkenswert ist endlich, daß *Ephedra* eine Brücke zu *Tumboa* darin bildet, daß nach Sanday und Berridge (1907) die obere Hälfte der Eizelle nicht selten durch die Halszellen des Archegons dem Pollenschlauchende entgegenwächst.

E. altissima. Die Anzahl der Prothalliumzellen im Pollenkorn wechselt nach Jurányi (1882) von 1—4. Die Befruchtung wird von Berridge (1909) beschrieben. Die Teilung der Antheridiummutterzelle erfolgt, bevor der Pollenschlauch sich entwickelt. Es bilden sich zwei gleich große Spermakerne in gemeinsamer Zytoplasmamasse. Der Bauchkanalkern degeneriert nach der Befruchtung. Im Gegensatz zu *E. distachya* zeigen die Tapetenzellen keine erhöhte Tätigkeit. Nach der Befruchtung teilen sich die Kerne einmal auf mitotische Weise und degenerieren dann. Die Haploidzahl ist etwa 12.

E. helvetica. Jaccard (1894) und Sigrianski (1913) geben als Haploidchromosomenzahl acht an. Bei der Ausbildung der Pollenkörner teilt sich nach Jaccard (1894) nur der eine von den beiden durch die erste Teilung entstandenen Kernen nochmals und bildet so die Antheridiummutterzelle und Stielzelle; diese ist von einer Plasmahülle umgeben, die gegen die übrige Masse des Pollenkorns scharf abgegrenzt ist. Die Bildung von Zellulosemembranen unterbleibt in den Pollenkörnern. Noch vor der Pollenschlauchbildung teilt sich die Antheridiummutterzelle in die beiden Spermakerne.

In den an der Spitze des Nuzellus gelegenen Epidermiszellen beobachtete Jaccard zwei bis vier Kerne, in den Zellen der Archegonienwandung meistens zwei; diese letzteren entstehen auf amitotischem Wege.

Nach Sigrianski (1913) bildet sich eine Makrosporenmutterzelle, durch die allotypischen Teilungen entstehen vier freie Kerne (wie bei *Ginkgo*). Sigrianski ist daher der Ansicht, daß sich die Makrosporenmutterzelle direkt zum Prothallium entwickelt. In degenerierenden Archegonien findet Amitose statt, wodurch diese mehrkernig werden. Ein Bauchkanalkern wird abgegeben. Die Tetradenteilung der Pollenkörner erfolgt nach dem simultanen Typus.

E. trifurca. Das reife Pollenkorn enthält nach Land (1904) zwei Prothalliumzellen, eine Stielzelle, eine Antheridiummutterzelle und einen vegetativen Kern. Nur die erste Prothalliumzelle ist durch eine Zellwand abgetrennt. Die Makrosporenmutterzelle bildet drei bis vier Makrosporen, deren innerste sich weiterentwickelt. Es bilden sich im Prothallium 256 freie Kerne, ehe Wandbildung einsetzt. Zwischen Bauchkanalkern und Eikern wird keine Wand abgegrenzt. Die haploide Chromosomenzahl ist zwölf.

Das Pollenkorn wirft nach Land (1907) im Kontakt mit dem schleimigen Sekrete der Pollenkammer seine Exine ab und die Antheridiummutterzelle teilt sich, noch bevor ein Pollenschlauch ausgestülpt wird. Im reifen Pollenschlauch finden wir an der fortwachsenden Spitze den Pollenschlauchkern, ferner die beiden generativen Kerne, die von annähernd gleicher Größe sind, sowie den Stielkern. Die Befruchtung ist 10 Stunden nach der Bestäubung möglich. Ein Spermakern verschmilzt mit dem Eikern, der sich sofort teilt und 8 freie Kerne von ungleicher Größe bildet, aus denen 3—5 Embryonen entstehen.

Der zweite Spermakern bleibt im oberen Teil der Eizelle liegen, vergrößert sich und wächst in den Raum hinein, der früher von den Deckschichtzellen eingenommen wurde, die jetzt ihre Zellwände aufgelöst haben und ihren Inhalt mit dem Zytoplasma der Eizelle vermischt haben. Der zweite Spermakern löst endlich seine Kernwand auf und bald ist sein Platz mit kleinen Zellen gefüllt, die also vom Eizytoplasma und dem der Deckschichtzellen abstammen. Diese Zellmasse wird schnell vom wachsenden Embryo aufgezehrt. Wir haben es hier wenn nicht mit dem Beginn, so doch möglicherweise mit einem Vorläufer des Endosperms zu tun.

Jede der funktionierenden Proembryozellen besitzt zwei Kerne. Es bildet sich ein Suspensorschlauch, in den einer der beiden Kerne hineinwandert, dann wird eine Zellwand zwischen den Kernen in ähnlicher Weise, wie bei vielen Algen, gebildet.

Ferner fand Land in der oberen Region der Eizelle zur Zeit, wo die ersten Proembryonen entwickelt werden, eine große Zahl von Kernspindeln, welche ihrem äußeren Verhalten nach ein Endosperm der Angiospermen vortäuschen. Ja später erscheint diese ursprünglich vom zweiten Spermakern eingenommene Region mit einer Zahl kleiner Zellen gefüllt, welche nach Land aus weiteren Teilungen des zweiten Spermakerns oder der Vereinigung von Chromatin desselben mit dem Chromatin von Deckschichtzellkernen hervorgegangen sein dürfte. Ein weiteres von Land beobachtetes Stadium zeigt den ersten Spermakern in Vereinigung mit dem Eikern, den zweiten dagegen in unmittelbarer Nähe des Bauchkanalkerns.

Porsch (1907) glaubt daher, daß der zweite Spermakern mit dem Bauchkanalkern verschmilzt und die von Land gesehene Zellmasse nichts anderes als das Teilungsprodukt des zweiten Spermakernes mit dem Bauchkanalkern darstellt.

Wir hätten, wenn diese Auffassung richtig ist, bei den Gymnospermen bereits die Bildung eines sekundären Endosperms als Folge einer „doppelten Befruchtung“ ähnlich wie bei den Angiospermen.

Gegen die Auffassung von Porsch spricht aber vor allem die Abb. 5 und 6 bei Land (1907). In Abb. 5 ist der Bauchkanalkern bereits in völliger Desorganisation, während der zweite Spermakern noch intakt ist, ferner sieht man dort bereits aus den Tapetenzellen übergetretene Kerne. In Abb. 6 sieht man verschiedene Kerne, die aus den Tapetenzellen stammen in Teilung, während der zweite Spermakern noch nicht an den Kernteilungen beteiligt ist. Es handelt sich hier also augenscheinlich um Degenerationserscheinungen, wie sie z. B. bei *Pinus* usw. beobachtet sind.

Land gibt an, daß die Spermakerne völlig gleich groß und von gleicher Struktur sind. Der weibliche Gametophyt ist aus zwei verschiedenen physiologischen Bezirken aufgebaut, einem losen an der Mikropyle und

einem kompakten an der Basis mit Haustorienzellen. Eine Reihe dünnwandiger Zellen mit reicheren Nahrungsstoffen geht von der Basis der Archegonien durch die Mitte des Prothalliums, bis nahe an die Haustoriengegend und deutet so die Linie an, der der Embryo in seiner Entwicklung folgt.

E. distachya (= *helvetica*, s. auch dort). Die frühen Stadien des weiblichen Gametophyten stimmen nach Berridge und Sanday (1907) mit *E. trifurca* überein. Fünf bis acht Archegonien werden gebildet. Der Bauchkanalkern scheint sich vom Eikern kurz vor der Befruchtung durch eine Art direkter Teilung zu trennen (?). Viele der Proembryonen werden durch anormale Entwicklung aus den Deckschichtzellkernen gebildet. Die Deckschichtzellen vermehren sich zuerst durch Mitose, später werden sie durch Amitose zweikernig. Die Wand der Eizelle löst sich auf und läßt die Kerne der Deckschichtzellen eintreten, die in der Eizelle verschmelzen und sich zu Proembryonen entwickeln (?). Ferner werden Proembryonen von den Deckschichtzellen gebildet, die sich in das Archegonium verlängern und von Zellen, die nicht an das Archegonium grenzen. Im letzten Fall beobachtet man Auswanderung und Verschmelzung der benachbarten Deckschichtzellen. Die beiden Spermakerne sind in eine gemeinsame Zytoplasmamasse eingeschlossen und merklich ungleich groß.

Land (1907) glaubt, daß die Angaben von Berridge und Sanday, daß sich die Kerne der Deckschichtzellen amitotisch teilten, ferner das Auswandern der Kerne und die paarweise Verschmelzung zur Embryobildung, sowie endlich die Behauptung, daß von verlängerten Deckschichtzellen Proembryonen gebildet würden, auf die fehlerhafte Beschaffenheit des untersuchten Materials zurückzuführen sei. Er selbst fand in gequetschten Samenanlagen ähnliche Erscheinungen.

E. campylopoda Mey. Nach Cavara und Rogasi (1902) ist es wahrscheinlich, daß sich mehrere Zellen der Wandschicht des Embryosackes zu Proembryonen entwickeln können. Die Art ist biologisch dadurch interessant, daß sie nach Porsch (1910) Insektenbestäubung hat. Der Pollen ist klebrig und die Öffnungsweise der Pollenfächer weist deutliche entomophile Merkmale auf. Eine ausführliche Untersuchung liegt von Herzfeld (1922) vor. Durch Kernwanderung bilden sich mehrkernige Zellen im Prothallium. Ein Bauchkanalkern wird gebildet und bleibt erhalten. Der eine Spermakern verschmilzt mit dem Bauchkern, der andere mit dem Eikern (Synergidenbefruchtung??), dies wird als „doppelte Befruchtung" beschrieben. Karsten (der Referent in der Zeitschr. f. Bot. 1923, S. 525) möchte dies Verhalten als doppelte Archegonbefruchtung bezeichnet sehen, da er bei *Gnetum Rumphianum* tatsächlich doppelte Befruchtung, nämlich zweier Eikerne mit den beiden Spermakernen, beobachtet hat.

Eine subepidermal angelegte Makrosporenmutterzelle bildet vier Makrosporen, von denen die innerste sich zum Prothallium entwickelt. Zwei bis drei Archegonien mit Deckschichten werden gebildet. Die Pollenkammer entsteht dadurch, daß die Kerne der Zellen an der Nuzellarspitze in Nachbarzellen einwandern und die genannten Zellen dann degenerieren.

Der reife Pollen enthält eine Antheridiumzelle, eine Prothalliumzelle und manchmal noch eine bis zwei weitere Prothalliumzellen und den vegetativen Kern. Noch vor der Keimung wird das Antheridium zweikernig.

Unterfamilie ***Tumbooideae.*** Keine Stielzelle. Teilung der Antheridiummutterzelle im Pollenschlauch. In der Eizelle gleich bei der ersten Kernteilung Wandbildung.

Tumboa Bainesii (= *Welwitschia mirabilis*). Pearson (1909) gibt etwa 25 haploide Chromosomen an. Die Teilung der Mikrosporenmutterzelle findet nach Pearson (1906) mit simultaner Scheidewandbildung (also dem sogenannten *Dikotylen*-Typus) statt.

Die Pollenkörner zeigen die weitgehendste Reduktion innerhalb der Gymnospermen. Unmittelbar bevor das Pollenkorn die Anthere verläßt, besitzt es drei Kerne; einen frühzeitig degenerierenden flachgedrückten, der Pollenmembran enge anliegenden Prothallialkern, einen mittelgroßen in einer deutlichen, wenn auch membranlosen Zelle eingeschlossenen Kern, den Kern der Antheridiummutterzelle, und schließlich den großen vegetativen Pollenschlauchkern. *Tumboa* verhält sich also während des Befruchtungsvorganges im Pollenschlauch ganz ähnlich wie die Angiospermen und schließt sich eng der Gattung *Gnetum* an.

Nach Strasburger (1892) wird an der Rückenfläche des Pollenkorns eine Prothalliumzelle angelegt. Die Antheridiummutterzelle kann sich von ihrer schmalen Befestigungsstelle wohl leicht befreien und in den Pollenschlauch einwandern. Pearson (1909) faßt die schmale Befestigungsstelle der Antheridiummutterzelle als einen späteren Zustand des verschwindenden Prothalliumkerns auf. Die Antheridiummutterzelle liegt während der Keimung des Pollenkorns frei in seinem Zytoplasma. Bald nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Nuzellusscheitel findet eine Teilung des Antheridiummutterzellkerns statt und es entsteht eine zweikernige generative Zelle. Obgleich beide Kerne von ungleicher Größe sind, können sie beide als Sexualkerne fungieren. Im Nuzellus wird nur eine Embryosackmutterzelle gebildet, die zwei bis vier Tochterzellen bildet, von denen die unterste zum Embryosack wird.

Der primäre Kern des Embryosackes geht nach Pearson (1909) rasch aufeinanderfolgende Teilungen ein. Schon zu einer Zeit, wo überhaupt noch keine Spur einer Membranbildung nachweisbar ist, spricht sich die später so scharf durchgeführte Zweiteilung des Embryosackes in eine basale, der Chalaza zu gelegene sterile und eine obere, der Mikropyle zugekehrte fertile Hälfte aus. In der unteren Hälfte sind die Kerne etwas kleiner und dichter gedrängt, in der oberen größer und an Zahl geringer. In dem jüngsten aus der Zeit der Membranbildung stammenden Stadium, welches Pearson sah, enthalten die Zellen der fertilen Region ein bis zwei Kerne, welche sowohl in der Größe als ihrem Verhalten Farbstoffen gegenüber von jenen der sterilen Region abweichen, in der unteren dagegen eine ungleich größere Kernzahl und zwar bis zwölf und darüber.

Nach Einsetzen der Zellwandbildung zeigen die Zellen am Mikropylarteile meist zwei Kerne, während die anderen drei Viertel des Prothalliums in jeder Zelle zwölf oder mehr Kerne enthalten. Beim Weiterschreiten der Zellwandbildung findet man in der Mikropylargegend meistens Zellen mit zwei, vier oder fünf Kernen, die anscheinend auf amitotischem Wege (?) entstanden sind. Jede dieser vielkernigen Zellen bildet sich zu einem Prothalliumtubus aus. Alle Kerne desselben bleiben entweder in einem Haufen liegen oder ordnen sich in einer Reihe hintereinander an, sie scheinen alle gleich funktionsfähig zu sein.

Jede dieser zwei- bis fünfkernigen Zellen treibt einen schlauchförmigen

Fortsatz, welcher auf Kosten des Gewebes der Nuzellarkappe gegen die Mikropyle, also den Pollenschläuchen entgegen wächst. Jene fertilen Zellen, in welchen keine Kernteilung und kein weiteres Wachstum stattfanden, werden von ihren begünstigteren Schwesterzellen zerdrückt und desorganisiert. Die Keime wandern während des Wachstums in die fortwachsende Schlauchspitze, noch bevor Bestäubung eintritt. Sie sind untereinander meist ähnlich gebaut oder weichen bisweilen in der Größe voneinander ab.

Nach Stephens (1909) sind im Embryosack von *Tumboa* alle Kerne, die durch die freie Kernteilung entstanden sind, potentielle Gameten; einige von diesen Kernen bleiben frei und fungieren als Gameten, die Mehrzahl jedoch verschmilzt in Gruppen von 6—20, um so primäre Endospermkerne zu bilden, durch deren Teilung dann ein zelluläres Endosperm gebildet wird. Pearson glaubt, daß das Endosperm der primitiven Angiospermen homolog mit dem Endosperm von *Tumboa* sei. Die durch freie Kernteilung im Embryosack gebildeten Kerne sollen demnach Gametencharakter haben, und eine Anzahl von ihnen verschmilzt ebenfalls, um den primären Endospermkern zu bilden.

Nach Pearson (1910) kann bisweilen durch Teilung des fortwachsenden Scheitels Polyembryonie eintreten, doch ist im reifen Samen stets nur ein Embryo vorhanden. Der Suspensor erfährt durch Anfügung von Zellen, die aus der Gegend des späteren Wurzelscheitels stammen und am Suspensor entlang auswachsen, erhebliche Verstärkung.

Unterfamilie ***Gnetoideae.*** Das reife Pollenkorn besitzt einen vegetativen Pollenkern, Antheridiummutterzelle und Stielzelle. Die Antheridiummutterzelle teilt sich aber erst im Pollenschlauch. Die Spermakerne sind gleich groß. Mehrere Makrosporenmutterzellen werden ausgebildet. In der Eizelle bei der ersten Teilung Wandbildung. Die Eizellen werden gebildet, ehe Wandbildung im Prothallium auftritt.

Gnetum. Nach den Untersuchungen von Karsten (1892 und 1893) besitzen die Samenanlagen der *Gnetum*-Arten drei Integumente. Durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen der Archesporzellen werden zahlreiche Lagen von Tapetenzellen gebildet, welche die Embryosackmutterzellen tiefer in das Gewebe des Nuzellus hinabdrängen.

In der Regel entwickeln sich mehrere dieser Embryosackmutterzellen, die aus dem ein- bis mehrzelligen Archespor durch Längs- und Querteilungen hervorgegangen sind; einige Embryosackmutterzellen gehen durch Vergrößerung der überlebenden zugrunde. Aus den Embryosackmutterzellen gehen durch weitere Quer- und Längsteilungen eine ganze Anzahl von Embryosackanlagen hervor. Die Längenausdehnung der Embryosäcke ist bald ziemlich beträchtlich, doch macht hier auch die Vergrößerung in die Breite schnellere Fortschritte, und die Verdrängung der ungünstiger gestellten Nachbarmakrosporen geht schnell vonstatten. Insbesondere die oberen Queretagen kommen am frühesten in die Lage, den unteren Schwesterzellen weichen zu müssen. Da tritt nun die merkwürdige Erscheinung ein, daß diese Embryosäcke Fortsätze in das Nuzellusgewebe hineinsenden, die zwischen die über ihnen gelegenen Zellen eindringen. Dieses Auswachsen tritt bereits in sehr jungen Stadien ein, häufig bevor noch eine erste Kernteilung in dem Embryosacke stattgefunden hat. Noch augenfälliger wird die Tatsache dieser Fortsatzbildung dann, wenn die in der Mittellinie liegenden Nuzelluszellen absterben und verdrängt werden. Die Fortsätze der Embryosäcke können recht beträchtliche Länge erreichen, oft sind

es zwei bis drei, die nebeneinander in der Mittellinie hinlaufen. Die derartig auswachsenden Embryosäcke selbst gehen aber regelmäßig zugrunde, doch können sie die Zahl ihrer Kerne vermehren. Eine Funktion können demnach die Fortsätze niemals ausüben, da sie zugrunde gehen, lange bevor die Embryosäcke befruchtungsreif geworden sind. Man findet in viel älteren Nuzellen noch hin und wieder Spuren von verquollenen Zellen, gerade in der Mittellinie des inzwischen sehr ansehnlich gewordenen Nuzellus, vor.

Bei *Gn. verrucosum*, *ovalifolium* und *Rumphianum* werden die recht zahlreichen jungen Embryosäcke schließlich bis auf einen einzigen verdrängt, doch dauert es oft ziemlich lange, bis dies Ergebnis erreicht ist. Bei *Gn. gnemon* und *funiculare* dagegen, und hier dürften sich noch weitere Arten anreihen, wird auch im befruchtungsreifen Zustande die Embryosackhöhlung oft von zwei oder drei Embryosäcken eingenommen, die zwar an Größe ungleich sind, von denen aber der eine so gut wie der andere befruchtet werden kann. Mit der wachsenden Größe des Embryosackes nimmt nun auch sein Inhalt stetig an Volumen und Masse zu. Die Kerne des Embryosackes, die übrigens den Kernen im rudimentären Embryosack der unvollständigen weiblichen Blüten völlig gleichen, sind auffallend substanzarm. In oder außerhalb der Mitte dieses bläschenförmigen Kernes liegen ein, zwei, selbst mehr Nukleolen. Die Kerne liegen in dem wandständigen Plasmabelag gleichmäßig verteilt, sie sind durch Plasmafäden verbunden, die von einem Kern strahlenförmig zum anderen hinüberspannen. In diesem Zustande nun erwartet der Embryosack den herannahenden Pollenschlauch. Eine weitere Differenzierung seines Inhaltes tritt nicht ein, höchstens spannen ein paar Plasmafäden im Scheitel von einer Seite des Wandbelages zur andern, oder es wird am Chalazaende eine Endospermbildung um die freien wandständigen Kerne begonnen. Irgendwelche Differenzen zwischen den Kernen im Embryosack sind nicht aufzufinden, so daß jeder Kern als Eikern fungieren kann.

Die Mikrosporenentwicklung erfolgt bis zur Trennung der Tetraden auf normale Weise. Nach erfolgter Trennung ist in jeder Mikrospore ein Kern nachweisbar, dann findet eine Teilung statt, wodurch eine Prothalliumzelle abgesondert wird; diese teilt sich nochmals und bildet die Antheridiummutterzelle. Während die Umrisse dieser Kerne scharf und bestimmt sind, hat der Kern des Pollenschlauches oft ein gelapptes Aussehen. Bei der Keimung dringt der Pollenschlauch in das gelockerte Gewebe des Nuzellus ein.

In den Pollenkörnern auf dem Nuzellusscheitel findet man nur noch zwei Kerne, da der Kern der Prothalliumzelle inzwischen eingegangen ist. Die beiden vorhandenen Kerne sind von ziemlich verschiedener Größe und Aussehen. Der kleinere Kern zeigt ein ziemlich homogenes Gefüge, er ist überall gleichmäßig stark gefärbt und besitzt keinen deutlichen Nukleolus; er ist in einer kleinen Zelle eingeschlossen, die nicht in allen Fällen ihre Abgrenzung von dem größeren Reste des Pollenkorns deutlich erkennen läßt. Der größere, der Pollenschlauchkern, besitzt einen großen Nukleolus, er wandert stets in die erste Ausstülpung des keimenden Pollenkorns mit ein und liegt in dem Pollenschlauch unweit der vorderen Spitze. Die Antheridiummutterzelle erreicht den voraufwandernden Pollenschlauchkern bald und schiebt ihn vor sich her oder überholt ihn sogar. Der Kern der Antheridiummutterzelle im Pollenschlauch besitzt jetzt einen großen Nukleolus; schließlich geht er eine Teilung ein, die zwei in der nämlichen

Zelle verbleibende, dem ersteren völlig gleichende generative Kerne ergibt. Bei *Gnetum gnemon* läßt sich im Pollenschlauch eine deutliche generative Zelle niemals erkennen, es scheinen hier stets nur einfache Kerne ohne umgebende Plasmamasse vorhanden zu sein.

Die generativen Kerne von *Gn. Rumphianum* und *ovalifolium* zeigen abweichendes Verhalten. Beide Kerne liegen in einer gemeinsamen Plasmamasse. Im jüngsten Stadium besitzen die Kerne einen großen Nukleolus, während der andere Inhalt des Kerns aus homogener chromatinreicher Masse besteht. In etwas älteren Stadien sieht man die Chromatinbestandteile fadenförmig organisiert, später verschwindet der Nukleolus und an Stelle der kurzen fadenförmigen Elemente des vorhergehenden Zustandes findet man jetzt zahllose kleinste Kügelchen, deren Zahl sich allmählich auf vier bis fünf, oft sogar zwei reduziert, während ihre Größe entsprechend zunimmt.

Bei der Befruchtung verschmelzen die beiden generativen Kerne mit je einem Eikern. Das Verhalten der beiden Keimkerne ist nicht immer gleich. In sehr vielen Fällen bleibt der Keimkern in einer Plasmaansammlung inmitten des rings in Endospermzellen sich zerlegenden Embryosackwandbelages liegen. Bei *Gnetum ovalifolium* und *Rumphianum* wird in der Regel ein jeder der beiden primären Keimkerne gleich mit in die bei der Endospermbildung erfolgende Zerlegung des Embryosackwandbelages in Endospermzellen einbezogen.

Das Wachstum der Pollenschläuche wird nicht durch die Elemente des reifen Embryosackes veranlaßt, da die Richtung der Pollenschläuche auch dann auf den im Grunde des Nuzellus liegenden Embryosack hingewandt ist, wenn dieser durch irgend einen Zufall desorganisiert, oder nicht zur Ausbildung eines befruchtungsfähigen Zustandes gelangt ist.

Gn. ula. Nach Lotsy (1903) ist Apogamie wahrscheinlich. Es wurde nie ein Pollenschlauch gefunden, während die Zahl der Embryonen, die zunächst — später entwickelt sich nur einer zur Reife — entstehen, sehr groß ist.

Im Embryosack bildet sich ein protoplasmatischer Wandbelag mit vielen Kernen aus, die mehr oder weniger regelmäßig verteilt sind und keine sichtbare Differenzierung in Geschlechts- und vegetative Kerne zeigen.

Gn. africanum. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Pearson (1912) etwa zwölf. Das untere Ende des Embryosackes wird nach Pearson (1915) in vielkernige Zellen abgeteilt. Alle Zellkerne in diesen Zellen verschmelzen. Die Verschmelzung findet in derselben Weise statt wie bei *Tumboa.*

Gn. gnemon. Coulter (1908) gibt zwölf haploide Chromosomen an. Das Gewebe an der Basis des Embryosackes gehöre zum Sporophyten und nicht zum Gametophyten, der in diesem Stadium nur freie Kerne enthält. Das befruchtete Ei verlängert sich wie ein Suspensor und zeigt sowohl freie Kernteilung als Zellbildung, bis sich endlich ein vielzelliger Embryo gebildet hat.

Männliches Material von *Gnetum latifolium*, *Gn. moluccense*, *Gn. neglectum*, *Gn. ula*, ferner *Gn. spec. 33*, *Gn. spec. Borneo* aus dem Botanischen Garten in Buitenzorg, ferner weibliches Material von *Gn. moluccense*, *Gn. neglectum* und *Gn. spec. 59* aus Buitenzorg, sowie männliches und weibliches Material von *Gn. gnemon* aus der Umgebung von Buitenzorg wurde von Thompson (1916) untersucht.

Das Archespor des Mikrosporangiums besteht aus einer hypodermalen Zellschicht, diese teilt sich und bildet eine primäre Wandschicht unter der Epidermis und die primären sporogenen Zellen. Die Wandschicht teilt sich periklin und bildet zwei Zellschichten zwischen Epidermis und Tapetum. Beide Wandschichten degenerieren und lassen nur ein dünnes Band einer körnigen Substanz unter der Epidermis zurück. Im reifen Mikrosporangium sind die Sporen infolgedessen nur von einer Epidermis umgeben; ein Endothezium fehlt also. Das sporogene Gewebe bildet Tapetenzellen, die zweikernig werden, und die Pollenmutterzellen. Die Teilung in den letzteren erfolgt nicht gleichzeitig, so daß in einer Theca sich gleichzeitig alle Stadien von der Pollenmutterzelle bis zum reifen Pollenkorn finden können. Die Tetradenteilung erfolgt nach dem simultanen Typus. Kein Periplasmodium.

Der „Griffel" enthält in der unteren Hälfte sezernierende Epithelzellen. Etwa in der Mitte des „Griffels" befindet sich eine Art Pollenkammer, in der die Pollen zu keimen beginnen; sehr viele Pollen keimen aber auch auf dem Nuzellusscheitel. Der „Griffel" fängt nicht nur die Pollenkörner auf, sondern dient auch als Leit- und Nährgewebe für die Pollenschläuche und hat zu letzterem Zweck eine besonders entwickelte Zellschicht.

Thompson rechnet *Gnetum* zu den Angiospermen; die drei „Integumente" deutet er folgendermaßen: Das innere ist (aus zwei Blattanlagen hervorgegangen) ein Ovar, die beiden äußeren bilden das Perianth. Die Samenanlage ist in Einzahl vorhanden und orthotrop, Integumente fehlen. Archespor zwei- bis vierzellig. Deckzellen werden abgegeben, die zusammen mit der Epidermis ein ziemlich großes Zellgewebe um die sporogenen Zellen bilden.

Die Spitze des Nuzellus wird gewöhnlich desorganisiert durch die hineinwachsenden Pollenschläuche. Der Teil des Nuzellus an der Basis des Embryosackes entwickelt ein spezifisches Nährgewebe, welches nach Coulter (1908) von Lotsy (1903) unrichtigerweise als im Embryosack liegendes Gewebe angesehen wurde. Aber es will doch scheinen, als ob Lotsy recht hat mit der Angabe, daß sich im unteren Teil des Embryosacks zelluläres Gewebe bildet, während im oberen Teil sich nur freie Kerne befinden, doch findet sich dies Gewebe entgegen den Angaben Lotsys erst nach dem Eindringen der Pollenschläuche, es ist daher als richtiges Endospermgewebe anzusehen.

An der Spitze des Embryosackes bleiben die freien Kerne bestehen und nehmen an der Bildung des Endosperms keinen Anteil. Sie desorganisieren später, so daß die Eizelle allein im oberen Teile des Embryosackes bleibt.

Bei *Gnetum spec. 33* und ähnlichen verläuft die Endospermbildung etwas anders. Auch hier erfolgen nach dem Eindringen des Pollenschlauches mehrfache simultane Teilungen der freien Kerne, aber hier erfolgt Wandbildung auch in der Umgebung der Eizelle; die Phragmoplasten der Kernteilungen bleiben bestehen und es werden mehrkernige Zellen gebildet. Die nicht zur Zellwandbildung verwandten Phragmoplasten verschwinden. In den vielkernigen Zellen findet gleichfalls Kernverschmelzung statt. Der ganze Embryosack bildet ein Zellgewebe. Die Endospermbildung bei diesen Arten ist primitiver als bei *Gn. gnemon*. Während bei *Gn. spec. 33* ein zelluläres Endosperm bereits vor der Befruchtung eingeleitet wird, findet die erste Bildung des zellulären Endosperms bei *Gn. gnemon* erst unmittelbar vor der Befruchtung statt.

Die Eizelle teilt sich nun bei *Gn. gnemon* zweimal, bei den anderen Arten mehrmals und jede Zelle bildet einen Suspensor, der entweder in das

Endosperm eindringt, oder zwischen Endosperm und Nuzellus verläuft, oder in das basale Gewebe eindringt. An der Spitze der Suspensoren bilden sich dann die Embryonen. Ein mehrkerniger Proembryo kommt also nicht mehr vor.

Die Anwesenheit von Pollenschläuchen im Nuzellus regt diesen zu weiterer Entwicklung an.

Entgegen den Angaben Strasburgers (1879) teilen sich die sporogenen Zellen nicht, sondern sie funktionieren direkt als Makrosporenmutterzellen. Man findet 2—4 Makrosporenmutterzellen. Meistens werden nur drei Makrosporen gebildet, von denen die unterste sich weiter entwickelt. In jedem Nuzellus finden sich daher mehrere Prothallien, gewöhnlich ein großes zentrales und ein oder zwei kleinere, seitlich gelegene.

Der männliche Gametophyt. Das einkernige Pollenkorn teilt sich und bildet die generative Zelle und den Pollenschlauchkern. Prothalliumzellen werden nicht abgegeben. Die generative Zelle bildet dann Stielzelle und Antheridiummutterzelle. In diesem Stadium vollzieht das Pollenkorn die Bestäubung. Bei der Keimung wird die Exine abgeworfen. Der Pollenschlauchkern und die Antheridiummutterzelle wandern in den Pollenschlauch hinein, während die Stielzelle im Pollenkorn zurückbleibt und degeneriert. Nach der Teilung der Antheridiummutterzelle sind zwei gleichgroße Spermazellen vorhanden.

Der weibliche Gametophyt. Zuerst bildet sich ein protoplasmatischer Wandbelag mit freien Kernen, häufig ist die Vakuole mehr auf den oberen Teil beschränkt, so daß im unteren Teil mehr freie Kerne zu finden sind. Bei *Gn. gnemon* werden etwa 256 freie Kerne gebildet, bei *Gn. spec. 33* und *Gn. moluccense* etwa 512.

Sobald der Pollenschlauch in Berührung mit dem Embryosack kommt, differenzieren sich ein oder mehrere Kerne am oberen Ende als Eikerne und umgeben sich mit eigenem Zytoplasma. Anscheinend werden die Eizellen nur differenziert, wenn der Pollenschlauch am Embryosack anliegt.

Bei der Befruchtung dringen Pollenschlauchkern, die Spermazellen und etwas Pollenschlauchplasma in den Embryosack hinein.

Die weitere Entwicklung ist bei den einzelnen Arten verschieden.

Bei *Gn. spec. 33* findet man ein bis zwei Spermakerne in der Eizelle, die in Kontakt mit dem Pollenschlauch bleibt, gleichzeitig bildet sich durch Ausbildung von Zellwänden um die freien Kerne ein Endosperm. Die Zellwände werden zuerst in der Umgebung der Eizelle angelegt.

Bei *Gn. gnemon* wird die befruchtete Eizelle nicht mit einem zellularen Endosperm umgeben, sondern mit einer Anhäufung von Zytoplasma mit vielen freien Kernen.

Von beiden Spermakernen dient anscheinend nur einer zur Befruchtung, was schon daraus hervorgeht, daß fast stets beide in eine einzige Eizelle übertreten. Bei *Gn. gnemon* kann aber wahrscheinlich jeder Spermakern eine Eizelle befruchten.

Sobald der Pollenschlauchinhalt in den Embryosack sich ergossen hat, beginnen alle Kerne, mit Ausnahme der Eikerne, sich zu teilen.

Bei *Gn. gnemon* finden sich Kernanhäufungen um die Eizelle und an der Basis des Embryosackes. An der Basis beginnt nun die Zellwandbildung. Jede Zelle enthält mehrere, bis zu zehn, Kerne. Diese Kerne verschmelzen miteinander.

2. Unterabteilung.

Angiospermae.

Die Angiospermen unterscheiden sich zytologisch sowohl in der männlichen wie in der weiblichen haploiden Generation von den Gymnospermen.

Bei den Angiospermen ist die Entwicklung der Mikrospore auf die Bildung einer einzigen neuen Zelle, der generativen Zelle beschränkt. Diese entspricht der Antheridiummutterzelle der Gymnospermen, sie besitzt einen generativen Kern, der sich im Pollenschlauch oder auch in vielen Fällen bereits im Pollenkorn teilt, so daß das reife Pollenkorn zwei oder drei Kerne, und zwar einen vegetativen und ein bis zwei generative Kerne besitzt.

Ebenso wie bei den Gymnospermen findet sich auch bei den Angiospermen ein Rückgang in der Ausbildung der Spermazellen, indem die Entwicklung sowohl zur Ausbildung von zwei selbständigen Spermazellen, ferner zu einer zweikernigen Spermazelle oder endlich zu zwei freien Spermakernen führt. Eine Verkümmerung des zweiten Spermakerns findet jedoch im Gegensatz zu den Gymnospermen nicht statt.

Der Embryosack der Angiospermen besteht normalerweise aus einem Eiapparat, den Polkernen (der Endospermanlage) und den Antipoden, während wir bei den Gymnospermen ein Prothallium und Archegonien finden.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Eizelle der Angiospermen der Eizelle der Gymnospermen, eine Synergide (die bei der Befruchtung degeneriert) der Bauchkanalzelle, die andere Synergide, die Polkerne und die Antipoden dem Prothallium der Gymnospermen homolog.

Ein Unterschied zwischen Gymnospermen und Angiospermen liegt ferner darin, daß bei den Gymnospermen sich in jedem Prothallium mehrere Archegonien entwickeln, bei den Angiospermen bildet jedoch jeder Embryosack nur einen Eiapparat aus.

Bei der Befruchtung verschmilzt der zweite Spermakern in der Regel mit den Polkernen, während er normalerweise bei den Gymnospermen in der Eizelle aufgelöst wird oder degeneriert, oder zur Befruchtung eines zweiten Archegoniums dient.

Bei den Angiospermen entwickelt sich erst nach der Befruchtung das Endosperm weiter, während es bei den Gymnospermen schon vorher ausgebildet ist. Wir haben es also bei den Angiospermen mit einer „fraktionierten" Endospermbildung zu zun.

Die Ausbildung des Fruchtknotens, die zur Unterscheidung der Gymnospermen und Angiospermen in erster Linie gedient hat, kommt zytologisch weniger in Betracht, wenn auch in einzelnen Fällen die Ausbildung des Leitungsgewebes für den Pollenschlauch zytologische Besonderheiten aufweist.

Wenn wir die Frage des phylogenetischen Anschlusses der Angiospermen erörtern, so haben wir hier drei Theorien zu besprechen: 1. Leiten sich die *Verticillatae* von den *Gnetales* ab? 2. Haben die *Ranales* einen Anschluß an die *Coniferen?* und 3. Sind *Gymnospermae* und *Angiospermae* unabhängig voneinander aus den *Archegoniaten* hervorgegangene Entwicklungsreihen?

Nach meiner Ansicht sprechen die zytologischen Befunde für die letztere Anschauung. Gegen die ersten beiden Theorien spricht der so frühzeitige

Übergang der sukzedanen Pollentetradenbildung in die simultane bei den *Gymnospermen*, während die sukzedane Bildung bei verschiedenen *Dikotyledonen* und vor allem den *Monokotyledonen* erhalten geblieben ist. Ferner spricht das Vorhandensein von Prothallium- und Stielzellen im Pollenkorn der *Gymnospermen* gegen eine solche Ableitung. Da sich Relikte primitiver Bildungen mit außerordentlicher Zähigkeit erhalten, müßten wir unbedingt wenigstens bei einigen Familien der *Angiospermen* Prothallium- und Stielzellen vorfinden. Endlich spricht auch die häufige Reduktion eines der beiden Spermakerne bei den *Gymnospermen* gegen eine Ableitung der *Angiospermen* aus diesen. Bei den *Angiospermen* ist die Gleichwertigkeit des zweiten Spermakerns durch die „doppelte Befruchtung" festgelegt. Es muß also schon das Endosperm der *Angiospermen*, welches mit der Erhaltung des zweiten Spermakerns in unmittelbarem Zusammenhang steht, angelegt gewesen sein, ehe die Tendenz zur Reduktion des zweiten Spermakerns bei den *Gymnospermen* auftrat!

Ganz besonders sprechen auch primitive Merkmale der ♀ Haploidgeneration der *Angiospermen* gegen eine Ableitung von den *Gymnospermen*. Das bis in den höchstentwickelten Familien vorkommende vielzellige Archespor, die gleichzeitige Keimung mehrerer Makrosporen, die wahrscheinlich hierdurch bedingte gestreckte Form des Embryosackes mit der durch die zentrale Vakuole verhinderten Wandbildung zwischen den Polkernen und die ebenfalls hierdurch bewirkte Polarität des Embryosackes, die „fraktionierte" Endospermbildung, anderseits die riesige Entwicklung des Archegoniums und die zuerst nukleare Ausbildung des Proembryos bei den *Gymnospermen* lassen eine unmittelbare Ableitung der *Angiospermen* aus den *Gymnospermen* nicht zu.

Da aber sowohl bei der Haploidgeneration der *Gymnospermen* als auch der *Angiospermen* die gleichen Tendenzen der Entwicklung vorhanden sind, z. B. immer weitergehende Reduktion der Gametophyten, Übergang der zellularen Bildungen in nukleare usw., so finden wir häufig Ähnlichkeiten der Organisationshöhe, die aber durchaus nicht genetische Beziehungen darzustellen brauchen.

Während wir bei den *Gymnospermen* und *Angiospermen* sehr gut geschlossene Gruppen, die unter sich durch alle Übergänge verbunden sind, vorfinden, klafft zwischen diesen Gruppen eine riesengroße Lücke. Sollten alle Zwischenformen hier restlos verschwunden sein? Dies ist sicher abzulehnen. Daß aber anderseits zwischen unseren heutigen *Archegoniaten* und den *Angiospermen* viele Zwischenglieder verlorengegangen sind, ist nicht verwunderlich, fehlen uns doch auch viele Zwischenglieder zwischen den *Archegoniaten* und den *Gymnospermen*.

1. Klasse.

Monocotyledoneae.

Die *Monokotyledonen* unterscheiden sich zytologisch von den *Dikotyledonen* durch die sukzedane Ausbildung der Scheidewand nach der Teilung der Pollenmutterzelle. Als Ausnahme sind jedoch die *Orchidaceae*, *Dioscoreaceae* und *Iridaceae* anzusehen. Vielleicht können wir annehmen, daß sie sich von den *Dikotyledonen*, und zwar von den *Ranales*, abgezweigt haben. Sie haben sehr große Kerne und große Chromosomen, die sie zu einem bevorzugten Objekt zytologischer Forschung haben werden lassen.

Das Archespor ist so gut wie ausschließlich einzellig; bei den *Helobiae* finden wir jedoch gelegentlich noch die Anlage eines vielzelligen Archespors. Holmgren sieht hierin noch Überreste des Überganges vom vielzelligen zum einzelligen Archespor.

Die Endospermbildung folgt entweder dem nuklearen Typus, d. h. es wird zuerst ein protoplasmatischer Wandbeleg mit freien Kernen gebildet oder dem *Helobiae*-Typus. In letzterem Falle wird zuerst eine Querteilung des Embryosackes vorgenommen, dann folgt der obere Teil, in dem der Embryo liegt, dem nuklearen Typus, während im unteren je nachdem einige Kernteilungen oder Zellteilungen eintreten können.

Über den Anschluß der *Monokotyledonen* an andere Gruppen des Pflanzenreiches bestehen zurzeit verschiedene Theorien. Einesteils sucht man Beziehungen zu den *Ranales*, anderseits hält man die *Monokotyledonen* für eine Parallelentwicklung zu den *Dikotyledonen*. Die erstere Ansicht läßt sich mit den zytologischen Befunden gut in Übereinstimmung bringen, da wir bei den *Ranales* ebenfalls den „*Monokotyledonen*-Typus" der Pollentetradenbildung, die Tendenz zur Dreikernigkeit des Pollenkorns, den Übergang vom vielzelligen Archespor zum einzelligen und vor allem die lückenlose Entwicklungsreihe vom zellularen Endosperm zum Basalapparat und weiter zum nuklearen Endosperm, sowie endlich bei nuklearem Endosperm die Tendenz zur Vergrößerung oder Vermehrung der Antipoden vorfinden. Lehnen wir eine Entwicklung aus den *Ranales* ab, so müssen wir sagen, daß die *Monokotyledonen* in zytologischer Beziehung auf der gleichen Organisationshöhe stehen wie die progressiveren Typen der *Ranales*.

1. Reihe Pandanales.

Von den *Helobiae* unterscheiden sich die *Pandanales* durch zweikernige Pollenkörner, Fehlen eines echten Periplasmodiums und eines Suspensorhaustoriums. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus angelegt.

Bei den *Pandanaceae* findet sich eine Vermehrung der Antipoden vor der Befruchtung, bei den *Sparganiaceae* unmittelbar nach der Befruchtung, bei den *Typhaceae*, nachdem bereits ein verhältnismäßig weit vorgeschrittenes Endosperm gebildet wurde. Im letzteren Falle ist klar ersichtlich, daß die Vermehrung der Antipoden kaum noch eine physiologische Bedeutung besitzt, daher handelt es sich bei den *Pandanaceae* um den primitiveren Typus, während die *Sparganiaceae* und noch vielmehr die *Typhaceae* einen reduzierten Typus darstellen, soweit dies die Antipoden betrifft.

Familie Typhaceae.

Die *Typhaceae* kennzeichnen sich durch die Vermehrung der Antipoden, nachdem ein verhältnismäßig weit vorgeschrittenes Endosperm gebildet worden ist. Archespor einzellig. Es wird eine Schichtzelle abgegeben. Zwei Integumente sind vorhanden.

Die Pollen bleiben zu Tetraden vereinigt.

Typha latifolia. Die Pollenentwicklung selbst zeigt keine Besonderheiten. Die Tapetenzellen sind zweikernig und auch die Endothezienzellen sind vielkernig. Auch für die Sternzellen der Blätter wird normalerweise Vielkernigkeit angegeben (?). Die Bildung der generativen Zelle wird von Schaffner (1897) unrichtig beschrieben. Die Pollenkörner bleiben auch während der Verdickung der Exine zu Tetraden verbunden.

Die Archesporzelle teilt sich in die Schichtzelle, die sich bald durch eine Vertikalwand nochmals teilt und in die Embryosackmutterzelle. Diese wird direkt zur Embryosackzelle. Im reifen Embryosack liegen die Antipoden in einer kurzen Ausstülpung, Zellwände um die Antipodenkerne lassen sich nicht feststellen. In einer Nachuntersuchung stellt Dahlgren (1918) fest, daß die axiale subepidermale Zelle im Nuzellus oberhalb der Embryosackmutterzelle eine Deckzelle abscheidet. Der Embryosack wird nicht, wie Schaffner behauptet, nach dem *Lilium*-Typus, sondern durch eine normale Tetradenteilung angelegt. Es werden immer vier in einer Reihe liegende Tetradenzellen gebildet. In einem Falle fand sich eine Makrosporentetrade und ein zweikerniger Embryosack in demselben Nuzellus.

Typha minima Funk. Schoenebeck (1924) stellte fest, daß die Antipoden im reifen Embryosack sehr klein sind. Nach der Befruchtung entwickelt sich zuerst das nukleare Endosperm, und nachdem bereits eine Anzahl freier Kerne gebildet sind, beginnen Teilungen der Antipodenzellen, wodurch dann eine ziemliche Anzahl einkerniger Antipodenzellen gebildet werden.

Familie Pandanaceae.

Pollen zweikernig; zwei Integumente; einzelliges Archespor, Schichtzelle, drei (?) Makrosporen, Vermehrung der Antipoden im reifen Embryosack.

Pandanus atrocarpus Griff., *P. affinis* Kurz, *P. odoratissimus* L., *P. coronatus* Mart.

Von Campbell liegen verschiedene Mitteilungen über die genannten *Pandanus*-Arten vor (1908, 1909, 1910, 1911). Hiernach ergibt sich, von kleinen Verschiedenheiten der einzelnen Arten abgesehen, folgender Entwicklungsgang des Embryosackes: Aus der Embryosackmutterzelle geht eine unvollständige Tetrade (drei Zellen) hervor, deren unterste, größte, zum Embryosack auswächst. Die beiden ersten Kernteilungen im Embryosack verlaufen nach dem gewöhnlichen Schema. Im vierkernigen Sacke dagegen erfahren zunächst die beiden am chalazalen Ende liegenden Kerne weitere Teilungen, durch die eine größere Zahl, meistens zwölf, Kerne geschaffen werden. Erst dann teilen sich auch die beiden Kerne am Mikropylenende (die Campbell 1909 als Ei- bzw. Synergidenzelle beschrieben hatte) und es entstehen hier, entsprechend dem Normaltypus der Angiospermen, die Kerne für einen normalen dreizelligen Eiapparat und der obere Polkern. Am Antipodenende finden während der Ausbildung des Eiapparates weitere Kernteilungen und in Verbindung damit auch Zellteilungsvorgänge statt, so daß hier schon vor der Befruchtung bis 64 Antipodenzellen und einzelne freie Kerne vorhanden sind. Die in verschiedener Zahl freibleibenden Kerne vereinigen sich zum unteren Polkern, der seinerseits später mit dem oberen Polkern zum sekundären Embryosackkern verschmilzt.

Die Endospermbildung verläuft mit freier Kernteilung und Vielzellbildung nach dem gewöhnlichen Schema. Die Pollenkörner enthalten nur zwei Kerne (Strasburger 1884).

Von allen bis jetzt embryologisch untersuchten Angiospermen zeigt *Pandanus* im Embryosack die größte Kern- und Zellenzahl vor der Befruchtung. Die vom Typus abweichende Entwicklung ist bei dieser Gattung, im Gegensatz zu den *Penaeaceen*, *Gunnera* und *Peperomia* mit ihren sechzehnkernigen Embryosäcken ausschließlich auf das Antipodenende beschränkt.

Nach Ansicht von Campbell zeigt *Pandanus* einen älteren Entwicklungstypus.

Campbell gibt ferner an, daß sich die Endospermkerne bei den weiteren Teilungen des Endosperms verkleinern und daß diese Verkleinerung mit einer Verringerung des Chromosomenbestandes Hand in Hand gehe, doch gibt er keine Zählungen an. Der Embryo bleibt sehr klein und ohne äußere Differenzierung.

Familie Sparganiaceae.

Es sind vorhanden zwei Integumente, eine Schichtzelle, nukleares Endosperm, Antipodenvermehrung vor der Teilung des primären Endospermkerns.

Sparganium. Von Campbell (1899) wurde *Sp. eurycarpum* Engelm., *Sp. simplex* Huds., *Sp. Greenii* Morong. und *Sp. longifolium* Turcz. untersucht. Im befruchtungsreifen Embryosack sind die drei Antipoden sehr klein, nach der Befruchtung findet aber eine intensive Kern- und Zellteilung statt, so daß ein verhältnismäßig sehr großer Gewebekomplex entsteht. Es wurden bis zu 150 Antipodenzellen gezählt, so daß nach unsern bisherigen Kenntnissen hier das größte Antipodengewebe zur Entwicklung kommt. Tischler (1912) spricht die Vermutung aus, daß es sich hier möglicherweise um einen „Basalapparat", herrührend von der ersten Teilung des Endospermkerns, handelt. Dasselbe führt Palm (1915) näher aus.

Tischler (1919) untersuchte *Sparganium ramosum* auf Periplasmodienbildung in den Antheren. Es bildet sich kein Synzythium. Das Plasma der Tapetenzellen ist bereits oft sehr vakuolig, die Kerne zeigen deutliche Senilität und heben sich infolge ihrer großen Chromatinarmut recht von dem Plasma ab. Kurze Zeit darauf sieht man, wie nun doch zwischen den voneinander bereits getrennten jüngeren Pollenkörnern sich die Plasmasubstanz aus dem Tapetum einfindet. Aber es handelt sich nicht nur um eine „verspätete und unvollständige" Periplasmodienbildung, sondern man bemerkt noch die trennenden Plasmawände, die vorher die einzelnen Zellen begrenzten. Die Zellulosemembranen sind gelöst, aber die Verschmelzung der Zellinhalte zu einem typischen Periplasmodium ist nicht mehr eingetreten. Die Struktur des Plasmas ist sofort grobvakuolig, sie wird dann bald flockig und sehr kurze Zeit darauf, wenn man das Größerwerden der jungen Pollenkörner als Maßstab benutzt, ist es mitsamt den deformierten Kernen resorbiert.

Schürhoff (1920) untersuchte, ob das basale Gewebe im Embryosack aus vermehrten Antipodenzellen besteht, oder ob es sich hier um einen Basalapparat, herrührend aus der ersten Teilung des Endospermkerns, handelt. Er stellte fest, daß die Antipoden im eben befruchteten Embryosack sofort in Teilung eintreten, bevor der primäre Endospermkern zur Teilung sich anschickt. Es handelt sich demnach bei den *Sparganiaceen* um eine gewaltige Vermehrung der Antipoden nach stattgefundener Befruchtung.

2. Reihe Helobiae.

Die *Helobiae* sind durch vier Merkmale ausgezeichnet. Erstens bilden die Tapetenzellen der Antheren ein typisches Periplasmodium, zweitens findet die Teilung des generativen Kerns schon im Pollenkorn vor der

Bestäubung statt und drittens werden bei der ersten Teilung des Endospermkerns zwei Zellen gebildet, von denen sich die basale nicht weiter entwickelt und wahrscheinlich als Haustorium dient, während die andere durch freie Kernteilung ein normales Endosperm bildet, viertens wird eine sehr große Suspensorzelle gebildet.

Von Lider (1916) wurden die Kerne der vegetativen Zellen von *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia* und *Butomus umbellatus* mit denen von *Ranunculus reptans*, *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* verglichen, um zu prüfen, ob sich die angenommene Verwandtschaft der *Helobiae* und *Polycarpicae* in der Zytologie erkennen lasse. Doch ergab die Untersuchung nur negative Ergebnisse.

Familie Potamogetonaceae.

Zwei Integumente, Archespor einzellig, für *Zostera* wird keine Schichtzelle gefunden, bei *Potamogeton* und *Ruppia* Schichtzelle vorhanden. Große Suspensorzelle.

Zostera marina zeichnet sich durch eigenartige fadenförmige Pollen aus. Nach Rosenberg (1901) entstehen diese durch zweimalige Längsteilung der Pollenmutterzelle. Außer den Pollenmutterzellen finden sich frühzeitig im Antherenfach „sterile Zellen", die durch Querteilung aus langgestreckten Zellen hervorgegangen sind und von denen später nur noch die Kerne eine Zeitlang zwischen den Pollen zu finden sind. Das Chromatin dieser Kerne kommt in Form kleiner Kügelchen von ziemlich gleicher Größe in einem deutlich netzförmigen Kerngerüst vor. Diese Kerne stammen nach Rosenberg nur zum kleineren Teile aus den Tapetenzellen (?).

Wir haben es hier also mit typischen Periplasmodien zu tun. Die Zahl der haploiden Chromosomen beträgt sechs.

Der generative Kern teilt sich nochmals, so daß die reifen Pollen dreikernig sind. Aus der Embryosackmutterzelle entstehen nach Rosenberg (1901) vier Tochterzellen, deren innerste zum Embryosack wird.

Die Eizelle bildet durch ihre erste Teilung eine riesenhafte Suspensorzelle und eine kleine Embryozelle aus.

Die Angabe von Rosenberg, daß das Endosperm den gewöhnlichen nuklearen Typus besitze, kann nur dadurch erklärt werden, daß ihm die erste Teilung des primären Endospermkerns nicht zu Gesicht gekommen ist. Es ist klar, daß zuerst eine chalazale Zelle abgegeben wird.

Im Endosperm sollen Kernverschmelzungen vorkommen. Die mit der Zeit sehr chromatinreich gewordenen Endospermkerne sind in der Mitte des Embryosackes von ziemlicher Größe, die nach der Basis noch zunimmt.

In der Wurzel sieht man unter der Wurzelhaube die Epidermis, die sehr schön die Anordnung in kurze und lange Zellen zeigt, die für die Wurzeln der *Monokotylen* oft so charakteristisch ist. In den langen Zellen sind die Kerne klein und rundlich mit einem deutlichen aber nicht besonders chromatinreichen Kerngerüst. Der Nukleolus hat die gewöhnliche Größe. In den Kurzzellen füllt der Kern fast die ganze Zelle aus; sein Nukleolus ist sehr groß, das Kerngerüst ist sehr chromatinreich mit eingelagerten Chromatinkügelchen. Rosenberg hält diese Zellen für Durchtrittszellen.

Potamogeton lucens. Nach Cook (1908) degenerieren die Antipoden nach der Befruchtung sehr bald. Die Tochterkerne des Endospermkerns

werden durch eine Zellwand getrennt, dann wird jedoch im Mikropylteil ein vielkerniges Endosperm gebildet, während im antipodialen Teile nur der eine Kern sich sehr vergrößert unter Verdrängung des Nuzellargewebes. Später degeneriert dieser Kern. Zwei Integumente und eine Schichtzelle werden gebildet.

P. natans. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Holferty (1901). Eine hypodermale Archesporzelle teilt sich in die Schichtzelle und die Embryosackmutterzelle. Aus der Schichtzelle bildet sich eine ganze Anzahl Zellen, die die Embryosackmutterzelle tiefer in den Nuzellus drängen. Die Embryosackmutterzelle bildet drei bis vier Makrosporen. Der reife Embryosack entsteht auf normale Weise. Nach der Befruchtung entsteht bei der ersten Teilung der Eizelle eine sehr große Suspensorzelle und eine kleine Zelle des eigentlichen Embryo. Bezüglich der Endospermbildung gibt Holferty nur die Bildung eines nuklearen Endosperms an.

P. pauciflorus und *P. foliosus.* Die Haploidzahl des letzteren beträgt nach Wiegand (1898) anscheinend 7, vielleicht auch 8.

Aus den Untersuchungen von Wiegand (1898) ist hervorzuheben, daß er bei *P. pauciflorus* und *P. foliosus* die Endospermbildung nach dem „*Helobiae*-Typus" fand. Bei den reifen Pollenkörnern fand er drei Kerne. Die Spermakerne bleiben, solange die Pollenkörner noch in der Anthere sich befinden, in Verbindung miteinander.

Verschiedene Angaben Wiegands über die Entwicklung des Embryosacks von *Potamogeton* wurden durch die späteren Untersucher richtig gestellt. Hervorzuheben ist noch das von ihm beobachtete eigenartige Verhalten des Nukleolus bei der Synapsis, das als eine Abgabe von Nukleolarsubstanz in fester Form für die Chromosomenbildung aufzufassen ist, von ihm aber dahin gedeutet wurde, daß der Nukleolus nicht das wirkliche Kernkörperchen in diesem Falle darstelle, sondern einen Chromatinklumpen, wie er im Tierreiche manchmal beobachtet wird; als Kernkörperchen wird ein gerade aus dem Nukleolus ausgetretenes Körnchen von Substanz des Kernkörperchens angesprochen.

Die Periplasmodienbildung in den Antheren von *Potamogeton* wird von Tischler (1915) beschrieben.

Ruppia rostellata Koch besitzt nach Murbeck (1902) dreikernige Pollenkörner. Die haploide Chromosomenzahl ist acht. Die gleiche Chromosomenzahl konnte Graves (1908) für *Ruppia maritima*, die er als von *R. rostellata* verschiedene Spezies betrachtet, feststellen. Andere Autoren lassen nur eine Hauptart *R. maritima* gelten mit verschiedenen Unterarten, z. B. *R. rostellata.*

Die Tapetenzellen bilden ein Periplasmodium. Die Entwicklung des Embryosackes verläuft wie bei *Potamogeton.* Die Archesporzelle teilt sich in Embryosackmutterzelle und Schichtzelle; letztere teilt sich durch eine Querwand. Bei der zweiten Teilung der Embryosackmutterzelle steht die obere Spindel meistens quer zur unteren, so daß die beiden oberen Makrosporen meistens nebeneinander zu liegen kommen.

Bei der ersten Teilung des Endospermkerns entsteht eine Zellwand, durch die der Embryosack in eine kleinere basale Partie und eine größere apikale abgeteilt wird; der basale Endospermkern bleibt immer ungeteilt, während der apikale zahlreiche im Wandplasma des Embryosackes eingelagerte Kerne erzeugt, um welche Zellbildung nicht stattfindet.

Der Embryo zeichnet sich durch eine riesenhafte Suspensorzelle aus.

Zannichellia palustris. Campbell (1897) beobachtete die Periplasmodien in den Antheren. Er glaubt allerdings, daß nicht alle sporogenen Zellen zu Sporen wurden, sondern zum Teil ihre Kerne nach Auflösung ihrer Wandung frei zwischen den jungen Sporen liegen blieben. Doch dürfte es sich hier ohne allen Zweifel um eine unrichtige Deutung handeln.

Die Embryosackmutterzelle bildet nur drei Tochterzellen, von denen die oberste zum Embryosack heranwachsen soll. Diese Angabe bedarf jedoch nach Palm (1915) einer erneuten Untersuchung.

Hofmeister (1861) bildet bereits das große Suspensorhaustorium ab.

Familie Najadaceae.

Große Suspensorzelle (Hofmeister 1861); dreikernige Pollenkörner (Guignard 1899); Basalapparat schon von Hofmeister (1861) Taf. I, Abb. 17, 18, 19 gezeichnet.

Najas major All. (= *N. marina* L.). Guignard (1901) beobachtete im Scheitel des Embryosackes zwei Keimanlagen, während der „unbefruchtete" sekundäre Embryosackkern sich nicht geteilt hatte, was auf Befruchtung der einen Synergide zurückzuführen ist. Die „doppelte Befruchtung" wurde gleichfalls von Guignard (1901) beschrieben. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Guignard (1899) sechs. Die Chromosomen sind von ungleicher Größe. Müller (1911) stellte in Wurzelspitzen die diploide Chromosomenzahl 14 fest. Tschernoyarow (1914) untersuchte *Najas major*, die diözisch ist, auf Geschlechtschromosomen. Er fand sieben Paar diploide Chromosomen, die alle in Gestalt und Größe voneinander verschieden sind, aber in beiden Geschlechtern völlig gleich. Besonders auffallend ist ein Chromosomenpaar, das durch feine Fäden mit einem anderen Chromosomenpaar verbunden ist. Er nennt diese Chromosomen nach der Terminologie von Nawaschin Trabanten oder Satelliten. Bei der Reduktionsteilung verschwindet das Trabantenpaar oder verschmilzt mit seinem Autochromosom, so daß die reduzierte Chromosomenzahl nur sechs beträgt. Dies erklärt den Widerspruch in den Angaben von Guignard und Müller, von denen der erstere die haploiden, der zweite die diploiden Kerne untersuchte.

Endlich berichtet Tschernoyarow (1924) über eigenartige Bilder bei der Geminibildung.

Najas major gehört nach Guignard (1899) zu den Pflanzen, deren generativer Kern bereits im ungekeimten Pollenkorn eine Zweiteilung erfährt. Während Guignard den ersten generativen Kern von einem Zellkörper deutlich umschlossen sieht, hebt er weiter hervor, daß um die beiden aus ihm hervorgegangenen generativen Kerne nur mit großer Mühe eine eigene Zellhülle sich unterscheiden lasse. In den Pollenschläuchen ist nach Guignard (1901) eine Hülle aus Eigenplasma um die generativen Kerne nicht mehr sichtbar.

Die Teilung der Eizelle erfolgt vor der Teilung des Endospermkerns (Guignard 1901). Die obere Antipode soll wesentlich größer sein, als die beiden anderen und auch nach der Entwicklung des Embryos erhalten bleiben. Es handelt sich hier unverkennbar um die untere Endospermzelle.

Die Teilung des primären Pollenkerns wird von Friemann (1910) beschrieben.

N. flexilis. Campbell (1897) zählte etwa acht bis zwölf Chromosomen.

Familie Aponogetonaceae.

Schichtzelle, Basalapparat, Suspensorhaustorium.

Aponogeton distachyus. Serguéeff (1907) fand acht haploide Chromosomen, Suessenguth (1920) gibt etwa 16 an; vielleicht liegen hier verschiedene Rassen vor.

Tischler (1915) beschreibt die Bildung eines typischen Periplasmodiums für *Aponogeton.* Schon unmittelbar nach Loslösung der jungen Pollenkörner aus dem Tetradenverbande hat es sich vollständig zwischen ihnen ausgebreitet und enthält zahlreiche, normale Kerne. Der Chromatinreichtum ist noch sehr groß. Das Plasmodium und die Kerne persistieren dann bis nahezu zur Reife des Pollens, um erst zu einer Zeit, in der die generative Zelle sich in diesem ausbildet, Zeichen von Degeneration zu zeigen.

Bei *Aponogeton* wird nach der ersten Teilung des primären Endospermkerns ebenfalls ein Basalapparat gebildet (Palm 1915 nach Mitteilung von Afzelius).

Aponogeton ulvaceus Baker., *A. violaceus* Lagerheim, *A. Guillotii* Hochreutiner, *A. quadrangularis* Baker. Afzelius (1920) stellte fest, daß fast stets nur eine subepidermale Archesporzelle vorhanden ist, welche sich in Deckzelle und Embryosackmutterzelle teilt. Es werden nur drei Makrosporen gebildet, die chalazale wird zum Embryosack. Dieser ist achtkernig. Embryo mit Riesensuspensor. Einkerniger Basalapparat. Bei *A. ulvaceus* und *A. violaceus* sind zwei freie Integumente vorhanden, bei *A. quadrangularis* und *A. distachyus* sind beide Integumente mehr oder weniger verwachsen.

Ouvirandra fenestralis Poiret (= *Aponogeton fenestralis* Hook. f.). Serguéeff (1907) gibt die Haploidzahl acht an. Die Pollentetradenteilung verläuft nach dem sukzedanen Typus, die Pollen sind dreikernig. Eine Riesensuspensorzelle ist vorhanden. Der Basalapparat wurde nicht beobachtet.

Familie Scheuchzeriaceae (Juncaginaceae).

Schichtzelle, Basalapparat, zwei Integumente, Suspensorhaustorium.

Triglochin palustre. Die Entwicklungsgeschichte gibt Fischer (1880). Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen. Die Ausbildung des äußeren Integumentes ist auf die konvex gekrümmte Seite der anatropen Samenanlage beschränkt. In einem Falle wurden zwei reife Embryosäcke in einer Samenanlage beobachtet.

Triglochin maritimum. Suspensorhaustorium (Hofmeister 1861). Hill (1900) zählte drei bis vierzehn Antipoden. Es handelt sich hier aller Wahrscheinlichkeit nach um den Basalapparat des Endosperms und nicht um die Antipoden. Hill hat bei der ersten Teilung des Endospermkerns keine Abgrenzung des unteren Kerns gefunden, daher seine Erklärung als Vermehrung der Antipoden.

Schnarf (1925) beschreibt die Entwicklung des Endosperms. Es wird ein Basalapparat gebildet, der allerdings nicht durch eine Zellwand ab-

gegrenzt wird. Am Chalazaende findet sich aber ein dichtes Zytoplasma, welches zahlreiche große und zum Teil auch sehr kleine Kerne (Amitose?) enthält. Das übrige Endosperm steht mit diesem „Basalapparat" in unmittelbarer Verbindung und ist ebenfalls nuklear. Schnarf gibt daher an, die Endospermbildung erfolge überhaupt nach dem nuklearen Typus; es handelt sich hier offenbar um einen Übergang zwischen Basalapparat und rein nuklearem Endosperm. Der Suspensor ist sehr groß mit einem Riesenkern, also als Suspensorhaustorium ausgebildet. Die Antipoden sind in Dreizahl vorhanden und bleiben während der Endospermentwicklung ziemlich lange erhalten.

Bei der Embryosackentwicklung wird eine Schichtzelle abgegeben, vier Makrosporen werden gebildet, von denen die unterste einen normalen achtkernigen Embryosack liefert. Die Haploidzahl beträgt 24 (Winge 1925).

Scheuchzeria palustris. Hofmeister (1861) bildet bereits einen befruchten Embryosack ab mit der großen Suspensorzelle, dem Basalapparat und dem nuklearen Endosperm.

Lilaea subulata. Campbell (1897) beschreibt ein Periplasmadium in den Antheren.Er glaubt hier an die ursprüngliche Existenz von besonderen intermediär zwischen Tapetum und Archespor stehenden Zellen. Das Endosperm soll in seinem frühesten Stadium nur aus zwei freien Kernen bestehen, doch beschreibt er die oberste der Antipodenzellen als besonders groß mit einem wesentlich größeren Kern. Zweifelsohne ist es die Basalzelle des Endosperms, die der Beschreibung von Campbell zugrunde gelegen hat.

Familie Alismataceae.

Zwei Integumente, Archespor einzellig, Schichtzelle, Basalapparat, Suspensorhaustorium, dreikernige Pollenkörner. Tapetenperiplasmodium.

Sagittaria variabilis. Nach Schaffner (1897) sind die Pollenkörner dreikernig. Durch die erste Teilung des Endospermkerns bildet sich eine kleine Zelle oberhalb der Antipoden, in der anderen größeren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet, die sich zum Endosperm entwickeln. Die Antipoden degenerieren nach der Befruchtung. Der Kern der Basalzelle teilt sich ein oder zweimal und bildet so zwei bis drei freie Kerne, die sich außerordentlich vergrößern. Die eine Synergide bleibt oft sehr lange erhalten.

Sagittaria lancifolia. Cook (1907) findet die Embryosack- und Endospermentwicklung genau wie von Schaffner für *S. variabilis* beschrieben. Hervorzuheben ist die große Suspensorzelle.

Sagittaria montevidensis. Cham. et Schlecht. Die Diploidzahl ist nach Taylor (1925) wahrscheinlich 20.

Sagittaria sagittifolia. Die Teilung des generativen Kerns wird von Schürhoff (1919) beschrieben. Die Spindelfasern sind bei der Teilung des generativen Kerns nur schwach entwickelt; eine Zellplatte wird nicht angelegt, der Phragmoplast degeneriert nach der Teilung. Während zuerst eine vegetative und eine generative Zelle ausgebildet sind, welch letztere in die vegetative in normaler Weise hineinwandert, kommt es bereits vor der Teilung des generativen Kernes zu einer Auflösung der Zellmembran, so daß während der Teilung des generativen Kernes das Pollenkorn nur eine Zelle darstellt. Da ferner bei der Teilung des generativen Kernes im Phrag-

moplasten keine Zellwand gebildet wird, liegen sämtliche drei Kerne im Zytoplasma der gleichen Zelle. Liehr (1916) gibt als Diploidzahl 12 an.

Echinodorus ranunculoides. Nach Nitzschke (1914) findet die Embryosackentwicklung in der gleichen Weise wie bei *Alisma plantago* statt.

Alisma plantago. Hofmeister (1861) bildet das große Suspensorhaustorium ab. Elfving (1878) und Schaffner (1896) fanden, daß die Pollenkörner dreikernig sind. Tischler (1915) beschreibt die Periplasmodienbildung und macht darauf aufmerksam, daß hier die einzelnen Tapetenzellen ihre Selbständigkeit bewahren, so daß es möglicherweise nicht zu einem zusammenhängenden Tapetum kommt.

Von Fischer (1880) wird die Entwicklung des Embryosackes beschrieben. Die Polkerne vereinigen sich erst nach der Befruchtung. Die Embryosackmutterzelle bildet nur zwei Makrosporen. An der konvex gekrümmten Seite der Samenanlage bilden sich beide Integumente aus, an der anderen nur das innere. Es wird eine Schichtzelle abgegeben.

Nitzschke (1914) fand bei einer Nachuntersuchung, daß diese Art nicht dem sogenannten *Lilium*-Typus folgt, wie Schaffner angibt, sondern daß die Wandbildung zwischen den Megasporen ausfällt, daß aber trotzdem nur der chalazale Kern die acht Kerne des Embryosackes erzeugt, während die drei mikropylaren Tetradenkerne ziemlich schnell entarten.

Schaffner (1896) beschreibt das vermeintliche Vorkommen von Zentrosomen während der Entwicklung des Embryosackes und während der Befruchtung. Hervorzuheben wäre noch die riesige Suspensorzelle und das Fehlen von abgegrenzten Zellen um die beiden generativen Kerne.

Liehr (1916) gibt als Diploidzahl 12 an.

Familie Butomaceae.

Archespor zum Teil vielzellig, Basalapparat, Pollen dreikernig, Tapetenperiplasmodium.

Butomus umbellatus. Elfving (1878) und Strasburger (1884) geben dreikernige Pollenkörner an.

Holmgren (1913) zählte 11—12 haploide Chromosomen von sehr verschiedener Länge. Liehr (1916) fand jedoch nur 8. Die Periplasmodienbildung der Tapetenzellen wird von Tischler (1915) beschrieben.

Nach Vesque (1878) bilden sich vier Makrosporen, von denen sich die obere durch eine senkrechte Wand nochmals teilen soll (?).

In der Samenanlage kann nach Holmgren (1913) gelegentlich ein mehrzelliges Archespor vorkommen. Die Entwicklung des Embryosackes ist normal. Der ersten Teilung des Endospermkerns folgt unmittelbar eine Zellteilung. Die unterste Zelle teilt sich nicht weiter, in der oberen entstehen mehrere freie Kerne.

Palm (1915) gibt an, in einem *Butomus*-Präparat ein vielkerniges — mehr als zehn Kerne ließen sich zählen — Endospermgewebe beobachtet zu haben, aus zahlreichen abgegrenzten Plasmapartien bestehend, das in der unteren der beiden primären Endospermzellen entstanden war.

Von Herrig (1919) werden im Pollenschlauch zwei gut ausgebildete Spermazellen beschrieben. Es wurden jedoch keine Mikrotomschnitte gemacht.

Aus dem öfteren Auftreten eines vielzelligen Archespors schließt Holmgren (1913), daß sich *Butomus* in einer Periode des Überganges vom vielzelligen Archespor zum einzelligen befindet.

Die Zahl der Chromosomen von *Butomus umbellatus* wurde von Terby (1922) an diploiden Kernen untersucht und besonders auf die Konstanz der Chromosomenzahl und die verschiedene Größe der einzelnen Chromosomen geachtet.

Es fand sich stets die Diploridzahl 40, Abweichungen kamen nicht vor. Auch die Längenverhältnisse sind konstant. Die Chromosomen verteilen sich auf sechs Gruppen: I (= 6), II (= 4), III (= 2), IV (= 4), V (= 20), VI (= 4).

Terby (1923) fand im Rhizom vielfach zweikernige Zellen und solche mit unvollständiger Teilung. Die Beteiligung von Amitosen am Zustandekommen der zweikernigen Zellen wird abgelehnt. Die unvollständigen Teilungen sollen auf die Plasmaarmut zurückzuführen sein, wodurch die Wandbildung verhindert werde.

Limnocharis emarginata. Nach Hall (1902) teilt sich von den beiden ersten Kernen des Endosperms der obere zweimal, der untere soll ungeteilt bleiben. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns wird eine untere Zelle abgegeben, in der oberen entwickelt sich ein normales nukleares Endosperm. In einigen Fällen wurde Polyembryonie beobachtet durch Teilung des primären Embryo. Der Embryo besitzt eine große Suspensorzelle.

Nach Nitzschke (1914) entwickelt sich die zweitunterste Makrospore zum Embryosack und ergibt einen durchaus normalen achtkernigen Embryosack.

Limnocharis flava. Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem sukzedanen Typus. (Palm 1920).

Hydrocleis nymphaeoides besitzt nach Suessenguth (1921) die haploide Chromosomenzahl 6; Tischler (1922) zitiert irrtümlich 12. Archespor einzellig. Vier Makrosporen, die unterste zum Embryosack. Drei Antipoden zellen.

Familie Hydrocharitaceae.

Zwei Integumente, Archespor einzellig, Schichtzelle, Basalapparat, Suspensorhaustorium. Pollen dreikernig, Tapetenperiplasmodium.

Ottelia lancifolia. Der Embryosack zeigt nach Palm (1915) die Merkmale des *Helobiae*-Typus: sein basaler Teil bildet eine schmale Tasche, in der die kleinen Antipoden liegen und lange erhalten bleiben; das Endosperm besteht aus zwei Kammern, einer kleinen basalen mit 1—2 Kernen und einer großen oberen Kammer, deren Wandplasma mehrere Kerne enthält. Die Endospermbildung erfolgt in der Weise, daß der Endospermkern sich im antipodialen Teile des Embryosackes teilt, der untere der so entstandenen Tochterkerne umgibt sich mit einer dichten Plasmamasse. Diese grenzt sich gegen den Rest des Embryosackes durch eine deutliche Hautschicht ab; eine Zellulosemembran wird jedoch nicht gebildet. Auch nicht in späteren Stadien läßt sich eine solche feststellen. Dieser untere Kern kann entweder eine nochmalige Teilung erfahren, oder er bleibt während der weiteren Entwicklung des Endosperms ungeteilt. In diesem letzteren Falle nimmt er allmählich eine beträchtliche Größe an, wird drei- bis viermal größer als die übrigen Endospermkerne und wird mit einer Menge kleiner Nukleolen

ausgestattet; die basale Suspensorzelle ist stark vergrößert und dient als Haustorium.

Stratiotes aloides. Arber (1914) glaubt, daß in den Adventivwurzeln von *Stratiotes aloides* Amitosen normalerweise vorkämen und hier die Mitosen im embryonalen Gewebe ersetzen könnten. Von Schürhoff (1920) wurde jedoch nachgewiesen, daß die Kern- und Zellteilung bei *Stratiotes* in ganz normaler Weise verläuft und Amitosen in den Adventivwurzeln überhaupt nicht vorkommen. Die haploide Chromosomenzahl ist zwölf. Die Wurzeln zeichnen sich durch eigenartige Ursprungszellen der späteren Wurzelhaare aus. Es sind dies Riesenzellen mit Riesenkernen, die meistens die doppelte Anzahl von Chromatinzentren aufweisen gegenüber normalen diploiden Kernen.

Enalus acoroides. Die Entwicklungsgeschichte wird von Svedelius (1904) beschrieben. Die Antipoden sind relativ groß. Der junge Embryo hat eine sehr große Suspensorzelle. Da nur sehr lückenhafte Serien zur Verfügung standen, ist z. B. auch die Entwicklung des Endosperms nicht verfolgt und nur angegeben, daß die Kerne frei im protoplasmatischen Wandbeleg liegen.

Vallisneria spiralis. Nach Elfving (1878) und Burr (1903) besitzt *Vallisneria* dreikernige Pollenkörner. Durch die erste Teilung des Endospermkerns bildet sich nach Burr (1903) eine kleine Zelle oberhalb der Antipoden, deren Kern sich nicht teilt. In der anderen größeren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet, die sich zum Endospermgewebe entwickeln.

Der Embryosack bildet sich aus der innersten der vier Makrosporen. Es findet normale „doppelte Befruchtung" statt. (Wylie 1922). Bei der Befruchtung werden ganze Sexualzellen übertragen. Die zu den Polkernen wandernde Spermazelle gibt aber im Embryosack ihr Plasma ab und der nackte Kern vollzieht die „doppelte" Befruchtung. (Wylie 1923.)

Oft tritt nach Wylie auch ein zweiter Pollenschlauch in die übrig bleibende Synergide, aber seine beiden generativen Kerne führen keine Befruchtung aus.

Geschlechtschromosomen (Protenortyp) Winge (1923).

Helodea canadensis. Nach den Untersuchungen von Wylie (1904) hat *Helodea canadensis* etwa zwölf Chromosomen in der haploiden Generation. Die Entwicklung des Embryosackes wurde zuerst von Fischer (1880) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Die Antipoden bleiben klein und degenerieren bald. Sie liegen in einer Ausstülpung des Embryosackes.

Die Pollenkörner sind dreikernig. Sie bleiben zu Tetraden verbunden. Die „doppelte Befruchtung" wurde von Wylie (1904) beschrieben. Die generativen Zellen bewahren ihre Selbständigkeit im Pollenschlauch bis zur Mikropyle der Samenanlagen. Dies zeigt sich besonders deutlich in solchen Pollenschlauchenden, die in eine Samenanlage nicht einzudringen vermochten und zystenartig anschwellen. Häufig dringen zwei Pollenschläuche in den Embryosack ein, in einem Falle waren sogar drei hineingewachsen.

In einem Falle glaubt Wylie eine Reihe von sechs Makrosporen gefunden zu haben, es dürfte sich hier jedoch nach Palm (1915) um die Entwicklung aus zwei Makrosporenmutterzellen handeln. Den Basalapparat des Endosperms glaubt Wylie aus den Antipoden ableiten zu müssen.

Nach Santos (1924) besitzt *Hel. canadensis* ebenfalls die Diploid-

zahl 48 und die Chromosomen das gleiche Größenverhältnis wie bei *H. gigantea*, nur sind die Chromosomen kleiner. In der Haploidgarnitur findet sich also ein sehr großes Chromosom, 22 normale und beim ♂ ein sehr kleines x-Chromoson, beim ♀ ein normalgroßes y-Chromosom.

Helodea gigantea. Nach Santos (1923) ist die Diploidzahl 48. Geschlechtchromosomen nach dem *Lygaeus*-Typus. Zwei ♂ Tetradenzellen haben ein kleines Chromosom, während die beiden anderen an dessen Stelle eines von normaler Größe besitzen. Ferner sind in der Chromosomengarnitur zwei Riesenchromosomen (diploid) vorhanden, die sich in der Diakinese paaren.

3. Reihe Triuridales.

Die vorliegenden Untersuchungen sind noch lückenhaft. Es wäre vor allem festzustellen, ob die Pollenkörner dreikernig sind und ob ein Basalapparat des Endosperms gebildet wird. Auf das letztere weist die frühzeitige Degeneration der Antipoden hin, da die *Gramineen* eine enorme Vermehrung der Antipoden zeigen, während die *Helobiae* mit der zeitigen Verkümmerung der Antipoden die Ausbildung eines Basalapparates verbinden. Da sowohl die *Helobiae* als auch die *Glumiflorae* dreikernige Pollenkörner haben, ist anzunehmen, daß sich diese auch bei den *Triuridales* finden. Ein Suspensorhaustorium wird nicht gebildet. Zwei Integumente vorhanden.

Familie Triuridaceae.

Nach Paulsen (1906) soll sich der Embryo ohne Befruchtung aus der Eizelle bilden. Es liegt also Apogamie vor. Zytologische Einzelheiten teilt Paulsen nicht mit.

Sciaphila spec. Wie Wirz (1910) in seinen Untersuchungen angibt, bleiben die Tapetenzellen ziemlich lange erhalten. Ein Periplasmodium in den Antheren wird nicht beschrieben. Die subepidermal im Nuzellus entstehende Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Die unterste der vier Makrosporen wird zum Embryosack, der keulenförmig ist, und den Eiapparat am breiten Ende besitzt. Die Antipoden sind klein und degenerieren frühzeitig. Die Eizelle entwickelt sich wahrscheinlich apogam. Die den Embryosack umschließende einzige Zellage des Nuzellus wird frühzeitig zerdrückt. Die Haploidzahl ist zwölf.

Sciaphila japonica Mak. Die Haploidzahl ist nach Ohga und Sinotô (1924) 24. Wahrscheinlich handelt es sich um eine tetraploide Pflanze.

4. Reihe Glumiflorae.

Die *Glumiflorae* besitzen dreikernige Pollenkörner. Die *Gramineen* unterscheiden sich von den *Cyperaceen* dadurch, daß bei den ersteren vier Mikrosporen aus jeder Mutterzelle entstehen, während die *Cyperaceen* Tetradenpollen bilden, von denen jedoch stets nur eine Mikrospore ausgebildet wird.

Ferner haben die *Gramineen* sehr zahlreiche Antipoden, die auch noch nach der Befruchtung sich vermehren, während die *Cyperaceen* nur drei nach der Befruchtung eingehende Antipoden besitzen.

Familie Gramineae.

Nach Elfving (1878) und Strasburger (1884) haben viele *Gramineen* dreikernige Pollenkörner.

Die Antipoden sind stark vermehrt und im reifen Embryosack seitlich verlagert.

Zea Mays. K u w a d a (1911) gibt als haploide Chromosomenzahl 9—12 an. Die Zahlen schwanken nach den verschiedenen Rassen, diejenigen des „Zuckermais" haben im allgemeinen eine höhere Zahl als die Stärke führenden. Aber es wurden selbst in ein und derselben Rasse Unterschiede gesehen. K u w a d a ist geneigt 12 als die ursprüngliche Zahl aufzufassen, und das Kleinerwerden der Zahlen als abgeleiteten Vorgang zu betrachten. Einmal wurden bei der Rasse *„Amber rice pop corn"* zwanzig Gemini gesehen, die dann kleiner als die normalen waren. Über Beziehungen dieser Abnormität zu eventueller Rassebildung kann K u w a d a aber nichts positives aussagen.

In einer zweiten Mitteilung ergänzt K u w a d a (1915) seine Beobachtungen. Rassen von Stärkemais haben als diploide Chromosomenzahl immer die Zahl 20 aufzuweisen und in den Pollenmutterzellen werden immer 10 Gemini gezählt. Gleiches gilt für verwandte Arten aus den Gattungen *Euchlaena* und *Andropogon.* Zuckermaisrassen haben aber die Neigung die diploide Chromosomenzahl zu vermehren und zwar mittels „Querspaltungen" der größeren Chromosomen, wie aus dem Auftreten von kürzeren Chromosomen hervorgeht. So gibt es Individuen mit 21 Chromosomen in den Kernplatten der Wurzelspitzen, andere zeigen sich im Besitze der Diploidzahl 22 oder 24. Unabhängig von der Chromosomenzahl in den Wurzelspitzen bilden Zuckermaispflanzen in den Pollenmutterzellen in der Regel 12 Gemini aus. Im Gegensatz zu der vegetativen Chromosomenzahl ist diese Zahl aber nicht konstant. Die Zuckermaispflanzen besitzen also die erbliche Tendenz ihre typische diploide Chromosomenzahl auf 24 zu bringen. Daß viele Pflanzen in den vegetativen Zellen doch nur 21 oder 22 Chromosomen aufzuweisen haben, führt K u w a d a darauf zurück, daß sie verschiedenen „reinen Linien" angehören. Dies heißt mit anderen Worten, daß die erblichen Eigenschaften eines Individuums bestimmen würden, ob seine vegetative Chromosomenzahl 21, 22 oder 24 sein wird. Von besonderem Interesse sind noch die Erfahrungen, welche K u w a d a an Bastarden zwischen Stärkemais- und Zuckermaisrassen machte. Die Zahl der Gemini in den Pollenmutterzellen eines Bastards scheint der höchsten der für die Eltern typischen Zahlen gleich zu sein, also 12 zu betragen, doch wurden gelegentlich auch Abweichungen mit weniger oder mehr Gemini angetroffen.

In einer weiteren Veröffentlichung berichtet K u w a d a (1919), die Anzahl der Chromosomen würde erhöht durch Querteilung der alten Chromosomen. Ferner kommt er zu dem Schluß, daß *Zea Mays* ein Bastard zwischen *Euchlaena* und einer unbekannten *Andropogonee* sei. Die von *Euchlaena* stammenden Chromosomen sind länger.

K u w a d a (1925) hält 10 für die Originalchromosomenzahl beim Mais und nicht 12, wie er zuerst gemeint hatte, auch ist er nicht mehr der Ansicht, daß eine feste Tendenz für Zuckermais zu höheren Chromosomenzahlen bestehe, da ihm Experimente gezeigt haben, daß auch Stärkemais hohe Chromosomenzahlen haben kann.

Die „doppelte Befruchtung" wurde von G u i g n a r d (1901) sowie K e n j i r o und Y o s h i n a r i (1916) beschrieben. Es findet sich eine große Anzahl von Antipoden. Desgleichen wird die Bildung der vier Makrosporen, von denen sich die chalazale zum Embryosack entwickelt, sowie

der Embryosack, die Befruchtung und Endospermbildung von Weather-wax (1919) beschrieben.

Correns (1899) stellte Untersuchungen über die Xenienbildung bei *Zea Mays* an. Er fand unter anderem, daß sich der abändernde Einfluß des fremden Pollens nur beim Endosperm äußert. Alles, was außerhalb desselben liegt, bleibt unverändert. Der Einfluß erstreckt sich nur auf die Farbe des Endosperms und die chemische Beschaffenheit des Reservematerials: Stärke oder „Schleim" (Dextrin?) in ihm. Vor allem bleibt die Größe und die Gestalt des Korns und des Endosperms unverändert. Die Xenienbildung ist auf die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit den beiden Polkernen zurückzuführen. Auch de Vries (1899) stellte an seinen Hybridationsversuchen fest, daß durch den Spermakern für das Endosperm Vererbungsmerkmale übertragen werden. Webber (1900) wies nach, daß das Endosperm bei diesen Kreuzungen nicht immer *Hybriden*-Charakter annimmt, was er darauf zurückführt, daß in allen Fällen, wo die Befruchtung der Polkerne ausbleibe, dieselben sich auch ohne Vereinigung mit einem Spermakerne zu teilen beginnen.

In einer späteren Veröffentlichung trat Correns (1921) den vollgültigen Beweis hierfür durch Kreuzung reiner Linien an, die die gekoppelten Faktoren C bzw. c, gefärbte und ungefärbte Aleuronschicht, und Wx, wx, hornartiges und wachsartiges Endosperm, besaßen; der männliche Elter enthielt die dominierenden Faktoren. Unter 55 gefleckten Samen zeigten 45 unter der ungefärbten Aleuronschicht wachsartiges Endosperm, 3 hornartiges, während in 7 Fällen eine Entscheidung nicht möglich war. Nur in 3 Fällen konnte also somatische Mutation vorliegen, während sie in 45 ausgeschlossen war, wenn man nicht annehmen will, daß beide Faktoren gleichzeitig mutieren.

Kreuzung reiner Linien mit nicht gekoppelten Faktoren zeigten, daß unter der Aleuronschicht mit Eigenschaften des männlichen Elters, Endosperm mit solchen des weiblichen Elters lag oder umgekehrt, woraus hervorgeht, daß Webbers Hypothesen nicht richtig sind, nach denen gelegentlich entweder der zweite Spermakern und die verschmolzenen Polkerne oder ein Polkern und der mit dem Spermakern verschmolzene andere sich unabhängig voneinander entwickeln sollen.

Emerson (1915) erhielt bei der Bastardierung eines einheitlich veranlagten *Mais* mit glattem Stärkekorn mit einem solchen mit runzlichem Dextrinkorn einmal einen Samen, der ein zur Hälfte farbloses, zur anderen Hälfte purpurfarbiges Stärkekorn darstellte, ein anderer Samen war purpurn gefärbt aber zur Hälfte ein Stärkekorn zur anderen Hälfte ein Dextrinkorn.

Emerson meint, daß eine normale Vereinigung von generativem Pollenkern mit dem sekundären Embryosackkern und darnach eine vegetative Spaltung im Endosperm auftritt.

Correns (1915) gibt ferner an, daß die Zahl der Gemini in einem Bastard, dessen Eltern ungleiche Chromosomenzahl besitzen, der des einen der Eltern gleich ist (*Amber rice pop corn* ♀ × *sugar corn* ♂). Die Dominanzregel gilt also auch für die Zahl der Gemini bei ihrer Ausbildung. Anderseits zeigt die Zahl der Gemini von Bastarden zwischen Eltern mit ungleichen Chromosomenzahlen eine Schwankung. In diesem Falle wäre also die Bastardierung als eine der Ursachen, die die Schwankung der Zahl der Gemini auslösen, zu betrachten.

Collins (1909) berichtet über Apoganie beim *Mais*.

Euchlaena mexicana. Kuwada (1915, 1919) sowie Longley (1924) geben die Haploidzahl 10 an.

Eu. perennis. Longley (1924) fand die Haploidzahl 20.

Eu. mexicana × *Zea Mays* hat nach Kuwada (1915, 1919) die Haploidzahl 10; ebenso *Zea Mays* × *Eu. mexicana* nach Longley (1924). Bei dem Bastard *Zea Mays* × *Eu. perennis* bleiben die 30 Chromosomen nach Longley (1924) entweder univalent oder sie treten zu bivalenten oder trivalenten Chromosomen zusammen.

Tripsacum dactyloides. Longley (1925) gibt als Haploidzahl etwa 35 an.

Coix lacryma Jovis L. Die Haploidzahl beträgt nach Kuwada (1915, 1919) zehn. Dieser Befund wird von Taylor (1925) und Longley (1925) bestätigt.

Andropogon campanus besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner, von den beiden generativen Zellen teilt sich oft eine nochmals.

A. halepensis (= *Sorghum halepense*) bildet nach Fischer (1880) vier Makrosporen und zahlreiche Antipoden.

A. Sorghum. Haploidzahl 10 (Kuwada 1915, 1919).

A. Sorghum var. *obovata*. Haploidzahl 10 (Kuwada 1915, 1919).

A. Nardus var. *Goeringii*. Haploidzahl 10 (Kuwada 1915, 1919).

A. ischaemum. Haploidzahl 34 (Kuwada 1915, 1919).

Saccharum officinarum. Frank (1911) fand 14 haploide Chromosomen. Die Bildung der Gemini in den Prophasen der Mikrosporogenese findet durch Parasyndese statt. Es werden sowohl die typischen wie die allotypischen Teilungen besprochen. Kuwada (1915, 1919) gibt für *S. officinarum* und *S. spontaneum* die Haploidzahl 34 an.

Bei *S. spontaneum* beträgt die Haploidzahl nach Bremer (1922) 56, bei *S. officinarum* 40, bei den Sorten *Chunnee* und *Buckree II* 46. Bei manchen Formen wurde festgestellt, daß in der Prophase der heterotypischen Teilung gelegentlich die Chromosomenpaarung unterbleibt, was eine unvollständige Reduktion zur Folge hat. Die Kreuzung *S. officinarum* × *spontaneum* lieferte sehr viele fertile Bastarde trotz der verschiedenen Chromosomenzahlen der Eltern. Die Bastarde besitzen die Diploidzahl 136, was wahrscheinlich durch Verdoppelung der *S. officinarum*-Chromosomen zustande kommt.

In einer zweiten Arbeit bestätigt Bremer (1924) für *S. officinarum* die Haploidzahl 40. Doch kommen zahlreiche Abweichungen bei den einzelnen Kulturformen vor. So hat z. B. die Rasse „*Loethers*“ diploid 98—99 und ihre Kreuzungsprodukte mit anderen Rassen zeigen 89 oder 93 Chromosomen. Große Unregelmäßigkeiten treten bei der Pollenbildung auf. Bei der Tetradenbildung können sogar ganz kernlose Zellen auftreten. In den Pollenmutterzellen viele Unregelmäßigkeiten, Unterbleiben der Paarung in der Diakinese, nachträgliche Spaltung der univalenten Chromosomen, Kernfusionen, Störungen der Tetradenteilung.

In einer dritten Publikation gibt Bremer (1925) für *Glagah Tabougo*, welcher Klon sich nur in unwichtigen Merkmalen von den anderen *S. spontaneum*-Klonen mit 56 Chromosomen unterscheidet, die Haploidzahl 40 an. Vielleicht gibt es also zwei Reihen von *S. spontaneum* mit 40 und mit 56 Chromosomen. Hierdurch fände sich die Angabe von Kuwada (1915, 1919), daß *S. spontaneum* ebenso viele Chromosomen besitzt, wie *S. officinarum* erklärt.

Ferner wurden noch folgende Chromosomenzahlen festgestellt: *Tannanggé* = Haploidzahl 30; *Hitam Rokan* = Diploidzahl 55; *S. narenga* = Haploidzahl 15; *S. arundinaceum* = Haploidzahl 30, ebenfalls bei *S. murya* und bei zwei *Erianthus*-Arten. *S. ciliare* = Haploidzahl 20.

Imperata arundinacea. Die Haploidzahl ist nach Bremer (1925) 10.

Ischaemum timorense. Die Haploidzahl beträgt nach Bremer (1925) 10.

Paspalum conjugatum Berg. Ebenso wie bei allen übrigen *Gramineen* ist die Pollentetradenbildung sukzedan (Palm 1920).

Oryza sativa. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Kuwada (1910) zwölf. Die Chromosomen besitzen verschiedene Länge. In der Synapsis findet man mehrere Zwergkernkörperchen, teils dem großen Kernkörperchen anliegend, teils zwischen den Chromatinfäden. In den drei Antipodenzellen finden später weitere Kern- und Zellteilungen statt. Bei der Endospermentwicklung entstehen oft vielkernige Zellen, in denen es zu Kernverschmelzungen kommt. Bei den Teilungen im Endosperm sollen sich die Chromosomen in der Telophase zu drei Haufen gruppieren, deren jeder einen Nukleolus ausbildet, so daß die einzelnen Kerne relativ lange ihre Selbständigkeit bewahren.

Alopecurus pratensis. Nach Fischer (1880) bilden sich vier Makrosporen. Es finden sich gewöhnlich drei Antipodenzellen mit je vier Kernen.

Gaudinia fragilis hat nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Avena sativa L. Nach Ernst (1908) bildet sich im Embryosack ein aus dicht zusammenschließenden vielkernigen Antipodenzellen bestehender Zellhügel. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Tannert (1905) 8. Die Antipoden sind im reifen Embryosack seitlich verlagert. Nach Sakamura (1918) ist die Haploidzahl 7. *A. barbata* und *strigosa* haben 14 Chromosomen (diploid); *A. sterilis*, *byzantina*, *fatua* und *sativa* sind hexaploid (2 x = 42). Von *barbata* gibt es daneben noch eine tetraploide Rasse (2 x = 28). Die gleichen Zahlen gibt Kihara (1919) an.

Winge (1925) fand für *A. strigosa* die Haploidzahl 7, für *A. sativa* 21 und *A. sativa* mut. *fatuoides* 21.

Avena elatior besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Nikolaewa (1920) gibt für *Avena brevis*, *strigosa*, *nuda*, *biaristata*, *clauda*, *pilosa* 14—16 Chromosomen, für *A. sterilis*, *Ludoviciana*, *byzantina* 44, für *A. fatua*, *nuda* (*inermis*) 48 und für *A. barbata* 32 Chromosomen an.

Von Schegalow (1920) wird das Auftreten von Riesenformen beim *Hafer* beschrieben. Diese zeigten aber die gleiche Chromosomenzahl wie die normalen Arten.

Avena fatua L. Die Vermehrung der Antipoden erfolgt nach Cannon (1900) vor der Befruchtung. Im reifen Embryosack sind die Antipoden seitlich verlagert. Die vier Makrosporen sind nicht durch Zellwände getrennt, doch entwickelt sich nur eine dieser nackten Zellen zum Embryosack.

Ehrharta panicea. Nach Fischer (1880) werden vier Makrosporen gebildet. Es finden sich sechs Antipodenzellen mit ein bis zwei Kernen.

Sessleria coerulea. Nach Fischer (1880) werden vier Makrosporen gebildet. Es finden sich gewöhnlich drei Antipodenzellen mit je vier Kernen.

Phragmites communis. Tischler (1919) stellte vergleichende zytologische Untersuchungen an zwischen der Normalform und der Varietät *Pseudodonax* aus dem Berliner Botanischen Garten. Die Varietät ließ vermuten, daß es sich hier um eine „*Gigas*"-Form handle, jedoch unter-

schieden sich die Pflanzen in ihren Chromosomenzahlen nicht. Die haploide Zahl war in beiden Fällen 18. Interessant sind unter den 18 Chromosomen gewisse Größenverschiedenheiten. Zwei Chromosomen sind wesentlich kleiner als die übrigen, und von den übrigen pflegten ein bis zwei etwas an Größe hervorzutreten. Jedoch zeigte sich bei den beiden Pflanzen insofern ein Unterschied, als die Chromosomen bei *Pseudodonax* viel kräftiger sind als bei der Hauptart. Die Zellen der ausgewachsenen Gewebe bei den beiden Varietäten sind ungleich groß, und zwar verhalten sich die von *Pseudodonax* zu denen von *communis* wie die eines gutgenährten Individuums zu denen einer Kümmerform.

Zu erwähnen ist noch, daß Tischler einmal die Abnormität fand, daß in der Pollenmutterzelle zwischen den beiden homöotypen Spindeln keine Plasma- und Zellteilung stattgefunden hatte, also dikotylenähnliche Verhältnisse vorlagen.

Koeleria valesiaca hat nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Koeleria cristata bildet nach Fischer (1880) vier Makrosporen und zahlreiche Antipoden.

Melica entwickelt seinen Embryosack nach Fischer (1880) nach dem *Scilla*-Typus. Die drei Antipoden gehen zeitig zugrunde.

Briza media bildet nach Fischer (1880) vier Makrosporen und zahlreiche Antipoden.

Poa pratensis
Phleum pratense
Setaria italica } Nishimura (1922).

Der Embryo entwickelt sich normal. Bei *Poa pratensis* kann auch Polyembryonie auf verschiedenem Wege erfolgen. Mehrere Embryonen können von einem massiven Suspensor entstehen, und embryonale Sprossungen können sich auch aus der Antipodenregion des Nuzellus entwickeln. Embryonen werden weniger häufig vom Nuzellargewebe in anderen Regionen des Embryosackes gebildet. Diese verschiedenen Typen von Abnormalitäten stehen nach Nishimura wahrscheinlich in Beziehung mit dem Stich eines Insektes.

Bromus erectus besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Lolium temulentum hat nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Secale cereale besitzt nach Nakao (1911) die haploide Chromosomenzahl 8, nach Sakamura jedoch nur 7. Nach Fischer (1880) bilden sich vier Makrosporen und zahlreiche Antipoden.

Němec (1910) fand, daß in den Kernplatten, die ihm in einer schon gefächerten Endospermanlage von *S. cereale* zur Beobachtung vorlagen, die Chromosomen nicht zu drei, sondern einerseits zu zwei genähert, anderseits ohne Paarling gruppiert waren. *S. cereale* besitzt nach Golinski (1893) dreikernige Pollenkörner. Die generativen Kerne sind langgestreckt und spiralförmig. Es finden sich eine große Anzahl von Antipoden. Ferrand (1923) stellte fest, daß bei der Teilung der Pollenmutterzellen häufig eine Querteilung der 7 Chromosomen erfolgt, so daß man 10—14 Chromosomen zählt, die man jedoch auf Grund ihrer Größe deutlich auf 7 zurückführen kann. Nach Gotho (1924) gibt es beim Roggen auch Individuen, die statt 7 haploider Chromosomen deren 8 führen. Dies kommt wahrscheinlich durch Querteilung eines Chromosoms zustande, da sich auch

bei den allotypischen Teilungen zwei homologe Chromosomen oft verschieden von den anderen verhalten.

Triticum sativum. Overton (1893), Golinski (1893), Koernicke (1896), Nakao (1911) und Bally (1912, 1919) geben 8 Chromosomen für den Gametophyten an, hingegen stellten Sakamura (1918) und Kihara (1919) fest, daß es in der Tat 21 sind. Anscheinend haften hier bestimmte Chromosomen so nahe aneinander, daß Einheiten vorgetäuscht werden, wo es sich in Wahrheit um Vielheiten handelt.

Von Koernicke (1897) liegen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte von *Triticum compactum* Host. var. *splendens* vor. Die Archesporzelle wird ohne eine Tapetenzelle zu bilden zur Embryosackmutterzelle. Die haploide Chromosomenzahl ist 8 (?). Die innerste der gebildeten vier Tochterzellen wird zum Embryosack. Nach der Ausbildung des achtkernigen Embryosackes beginnt sofort eine ungeheure Vermehrung der Antipodenkerne, wie Koernicke glaubt, durch Amitose; sie bilden durch kreisförmige Abgrenzung des sie umgebenden Plasmas neue Zellen. Es wurden bis zu 36 Antipodenzellen gezählt.

Die Pollenkörner enthalten nur einen vegetativen und einen generativen Kern (?).

Nach Golinski (1893) hat *Triticum* dreikernige Pollenkörner.

Nach Elfving (1878) besitzen die Pollenkörner von *Triticum caninum* drei Kerne.

Nach Brenchley (1909) findet bei *Triticum vulgare* einen oder zwei Tage nach der Bestäubung Befruchtung statt; unmittelbar darauf die Teilung des Endospermkerns. Am fünften Tag sind die ersten Teilungen im Ei; siebenter bis achter Tag: Beginn der Zellwandbildung um die Endospermkerne. Neunter Tag: Die ersten Stärkekörner im Endosperm. Elfter Tag: Die Endospermbildung beendet.

Zu überraschenden Ergebnissen führten die Arbeiten von Sakamura (1918) und Kihara (1921) an Weizen. Darnach ist die Chromosomenzahl bei Weizen nicht einheitlich, sondern es bestehen hier, ähnlich wie bei *Hieracium* und *Rosa* u. a., polyploide Reihen. Die Grundzahl wäre 7; neben der diploiden Form, die in *Tr. monococcum* verwirklicht ist ($2x = 14$), steht eine tetraploide Reihe mit *Tr. turgidum, durum, polonicum, dicoccum* ($2x = 28$) und mit *Tr. vulgare* und *Spelta* ($2x = 42$). Also nur *Tr. monococcum* hat die primitive Zahl, die *Emmer*-Reihe wäre tetraploid, die *Dinkel*-Reihe hexaploid.

Sakamuras Zahlen sind von Kihara (1921) und Sax (1921) bestätigt. Kihara untersuchte auch die Kreuzungen beider Reihen zytologisch und zwar stets *Emmer* × *Dinkel* also 14×21 Chromosomen. F_1 hat 35 Chromosomen (somatisch). In F_2 finden sich Zahlen, die erkennen lassen, daß die univalenten Chromosomen isoliert bleiben und daß bei der Reduktionsteilung das Bestreben besteht, die ursprünglichen Chromosomensätze von 14 bzw. 21 Chromosomen wiederherzustellen. Diese Tatsache erklärt die große Konstanz der beiden *Weizen*-Reihen trotz ihrer starken Kreuzbarkeit. Die Reduktionsteilung konnte nicht genügend aufgeklärt werden; Kihara nimmt an, daß die Teilungen der Embryosackmutterzellen auf die gleiche Weise vor sich gehen, wie bei den Pollenmutterzellen. Die Eizellen enthalten $14 + i$ Chromosomen, wobei $i = (0—7)$ ist. Eingehend werden die Kombinationen der Geschlechtszellen und die dadurch bedingten Chromosomenzahlen behandelt und ausführliche Kom-

binationsformeln gegeben. Die Chromosomenzahlen in der F_2-Generation sind 31, (32), 37, 38, 39 und 42. Die 38 chromosomigen Pflanzen (*Tr. polon.* × *Tr. Spelta* F_2 2) erzeugen in der F_3-Generation 38, 39, 40 und 41 chromosomige Pflanzen, ihre Geschlechtszellen enthalten 17—21 Chromosomen. Die Nachkommen können theoretisch also auch 42 Chromosomen enthalten.

Sax (1921) fand für die *Einkorngruppe* 7, *Emmer* 14 und *vulgare* 21 haploide Chromosomen. Bekanntlich sind diese drei Gruppen auch hochgradig intrafertil aber intersteril. Entsprechend den Chromosomenzahlen steigt die Größe der Pollenkörner, 72, 94, 114 μ^3. Die Vergrößerung der Chromosomenzahl ist wahrscheinlicher durch Verdoppelung bei abnormer Teilung, als durch Spaltung erfolgt, worauf auch die vielen multiplen Faktoren hinweisen sollen. In der heterotypen Teilung bei Kreuzungen *vulgare* × *durum* weichen die 14 gepaarten Chromosomen normal auseinander, dann werden die 7 einzelnen gespalten. Sax meint, wenn die 21 Chromosomen von *vulgare* durch Spaltung entstanden wären, würden sich die homologen Hälften bei der Reduktion alle wieder vereinigen, es käme nicht zum Auftreten von 7 einzelnen.

Nikolaewa (1920, 1922) fand für die *Einkorn*-Reihe gleichfalls die Haploidzahl 7, für die *Emmer*-Reihe (mit Einschluß von *Tr. orientale* Perc. und *Tr. persicum* Vav.) die Haploidzahl 14, in der *Dinkel*-Reihe dagegen wechselnde Haploidzahlen: 21—25. Für *Tr. persicum* bestätigt Zhukovsky (1923) die Haploidzahl 14; die Art gehört also zur *Emmer*-Reihe.

Aus der Kreuzung *Triticum vulgare* (Haploidzahl 21) × *Tr. durum* (Haploidzahl 14) mendeln nach Sax (1923) stets wieder die Eltern heraus. Die Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen sind steril und werden daher ausgemerzt.

Die triploiden Bastarde zwischen der *Einkorn*- und der *Emmer*-Reihe haben 21 Diploidchromosomen. Die Zahl der Bivalenten dieser *Weizen*-Bastarde schwankt zwischen 4—7; die Zahl der Univalenten dementsprechend zwischen 13—7.

Ebenso verhalten sich nach Kihara die Bastarde zwischen dem siebenchromosomigen *Einkorn* und dem vierzehnchromosomigen *Emmer*. Viel größere Differenzen zeigt aber der Bastard zwischen *Triticum vulgare* (21 Chromosomen) × *Secale cereale* (7 Chromosomen). Hier unterbleibt häufig jede Paarung von Chromosomen in der Diakinese; mehr als drei bivalente Paare wurden nicht gefunden.

Die Nachkommen der 35 chromosomigen Bastarde zeigten als Diploidzahlen 28—42. Die mangelhafte Entwicklung der Pollenkörner hängt in erster Linie von dem Fehlen eines vollständigen Haploidsatzes ab.

Die fertilen Pflanzen kann man teils zur Verminderungsgruppe rechnen, dann beträgt die Chromosomenzahl weniger als 35; sie vermindert sich alljährlich in den weiteren Generationen, bis sie die konstante Chromosomenzahl 28 erreicht hat, teils gehören sie der Vermehrungsgruppe an. Die Chromosomenzahl beträgt dann mehr als 35. Sie vermehrt sich alljährlich in den weiteren Generationen, bis 42 als konstanter Endwert erreicht wird.

Die Größe der Pollenkörner nimmt mit der Anzahl der Chromosomen zu, daher sind die Pollen der *Dinkel*-Pflanzen am größten.

Weitere Untersuchungen über pentaploide *Triticum*-Bastarde veröffentlicht Kihara (1925), wobei er die Zuwachsgeschwindigkeit der

Pollenschläuche bei Zertationskreuzungen untersuchte. Diese scheint je nach der Art der Mutterpflanzen verschieden zu sein.

Bei Kreuzungsversuchen zwischen zwei Pflanzen mit der Chromosomenzahl 40, die jede für sich steril waren, ergaben sich zahlreiche Nachkommen, woraus man entnehmen kann, daß bei beiden Pflanzen nichtidentische Chromosomen fehlen.

W i n g e (1924) erklärt die Speltoidmutanten des *Weizens* durch die Annahme von „Fehl"-Konjugation, indem sich homologe Chromosomen verschiedener, in jedem Haplonten vorhandenen, drei Gruppen miteinander vereinigen, also z. B.

$$A + A \quad B + C \quad C + B.$$

Es würden also Gameten der Formel A B B entstehen können, die durch Befruchtung mit einer normalen Gameten den Diploidsatz $\frac{A\,B\,B}{A\,B\,C}$ ergeben würden. Bei der Synapsis können dann entweder die drei B miteinander kopulieren, während die C-Gruppe ohne Partner bliebe oder aber B + B und B + C könnten miteinander kopulieren. Tatsächlich wurden drei miteinander kopulierende Chromosomen in der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen gefunden. In anderen Fällen trat ein großes, ringförmiges anormales Chromosom auf.

Bei der Kreuzung von *Triticum turgidum gentile* Al. var. *Normandie* mit dem Pollen von *Tr. vulgare lutescens* erhielt B l a r i n g h e m (1913) Bastardkörner, die Xenienbildung zeigten.

Bei einem Bastard von *Triticum vulgare* × *Secale cereale* beobachtete N a k a o (1911) etwas mehr als acht haploide Chromosomen.

Aegilops ovata, die Bastarde mit *Triticum*-Arten bildet, hat 16 haploide Chromosomen B a l l y (1912). Ein in Ägilopskulturen gefundener spontaner Bastard zeigte 14 haploide Chromosomen.

In einer weiteren Arbeit gibt B a l l y (1919) nähere zytologische Einzelheiten. Bei der Untersuchung des Bastards *Aegilops triticoides* (= *Aeg. ovata* × *Trit. vulgare*) konnten die ersten Unterschiede in der heterotypen Kernteilung zwischen diesem und den Elternpflanzen in der Anaphase beobachtet werden. Hier nehmen einzelne Chromosomen die gedrungene, breite Gestalt der *Triticum*-Chromosomen an und können wohl zweifellos als vom *Weizen* stammend angesprochen werden. Als zweite auffällige Tatsache zeigt sich die verschiedene Wanderungsgeschwindigkeit der Chromosomen. Die kurzen, breiten Gebilde sind bereits an den Polen angelangt, wenn die übrigen noch ganz unregelmäßig auf der Spindel verteilt erscheinen. Diese weitläufige Verteilung gestattete des öfteren ihre Gesamtzahl festzustellen. In einzelnen Fällen wurde, wie anzunehmen, die Zahl 24 gefunden, häufig waren es aber auch mehr, bis zu 28, da einzelne der überzähligen und somit ungepaart gebliebenen *Aegilops*-Chromosomen in der Metaphase eine vorzeitige somatische Längsspaltung erfahren. Bei der Einleitung der homöotypen Teilung werden die Unregelmäßigkeiten noch größer. Die sekundären Spindeln werden häufig schon angelegt, während noch ein Teil der Chromosomen in Äquator der primären Spindel liegt. Aus diesen zurückgebliebenen Chromosomen können sich Kleinkerne bilden, die sich dann wahllos auf die Tetraden verteilen. Auf diese Weise werden die einzelnen Tetraden mit den verschiedensten Chromosomenformen und

-zahlen ausgestattet, und von größter Bedeutung ist nun die Beobachtung, daß in einzelnen Fällen nur Chromosomen mit den Eigenschaften des einen Elters allein in eine Tetrade eingeschlossen werden können. Die Befunde des Verfassers sprechen für die Individualitätstheorie der Chromosomen.

Hordeum distichon besitzt nach Nakao (1911) die haploide Chromosomenzahl 7 (?).

Bei *Hordeum murinum* zählte Lötscher (1905) bis 15 Antipoden.

Hordeum sativum distichon. Westermeier (1890) gibt zahlreiche Antipoden an.

Harlan und Pope (1925) fanden in ihren Kulturen Gerstenkörner ohne Embryo und mehrere ohne Endosperm. Sie sind der Ansicht, daß im ersteren Fall keine Befruchtung der Eizelle, im zweiten keine Kopulation des Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern stattgefunden habe.

Auf Grund seiner letzten Untersuchungen gibt Kihara (1924) folgende Haploidzahlen an:

Triticum-Arten	7	14	21
Aegilops-Arten		14	
Secale cereale	7 oder	8	
Hordeum-Arten	7		
Avena-Arten	7	14	21

Hordeum. Nach Tanji (1925) beträgt die Chromosomenzahl der untersuchten wilden *Hordeum*-Arten ebenso wie die der Kulturrassen stets 14.

Elymus arenarius bildet nach Fischer (1880) vier Makrosporen und zahlreiche Antipoden.

Familie Cyperaceae.

Die *Cyperaceen* haben nach Elfving (1878) und Strasburger (1884) allgemein dreikernige Pollenkörner.

Aus jeder Pollenmutterzelle geht nur ein Pollenkorn hervor, während die anderen drei Kerne der Pollentetrade degenerieren. Es handelt sich hier also eigentlich um Tetradenpollen, und Wille (1882) faßt diese Pollenbildung als reduzierte Tetradenbildung auf und glaubt hierin eine Stütze für die Ansicht zu finden, daß die *Cyperaceen* phylogenetisch als reduzierte *Juncaceen* aufzufassen seien.

Die Wandbildung in den Pollentetraden erfolgt nach Juel (1900) nach dem *Dikotylen*-Typus, nach Piech (1924) werden zwar (z. B. bei *Scirpus paluster* L.) zwischen den vier freien Kernen der Pollentetrade vorübergehend Phragmoplasten gebildet, zu einer Zellwandbildung kommt es jedoch nicht.

Cyperus natalensis: Bau des fertigen Embryosackes normal (Suessenguth, 1921).

Cyperus badius. Die Pollenentwicklung verläuft nach Elfving (1878) wie bei *Heleocharis.*

Scirpus paluster L. Die Haploidzahl ist nach Piech (1924) 8. Zwischen den vier freien Kernen der Pollentetrade werden zwar nach dem simultanen Typus vorübergehend Phragmoplasten angelegt; zur Bildung von Zellplatten oder Zellwänden kommt es jedoch nicht. Von den vier Kernen der Tetrade degenerieren drei, welche dann im schmalen Ende der Pollenzelle in sekundären Kalloseansammlungen eingekapselt werden. Die Teilung des primären Pollenkerns vollzieht sich in der Mitte der Zelle und nicht an

deren Wand. Nach der Teilung der generativen Zelle werden in jedem Pollenkorn zwei spindelförmige oder kugelige Spermazellen gebildet.

Scirpus lacustris L. Die Pollenentwicklung gleicht vollkommen der von *Sc. paluster* (P i e c h 1924). Nach der Teilung der generativen Zelle sind stets nur zwei nackte Spermakerne sichtbar.

Heleocharis palustris. Nach E l f v i n g (1878) und S t r a s b u r g e r (1884) bilden sich in der Pollenmutterzelle vier Kerne und zwischen ihnen Zellwände, doch sind drei Zellen klein und nur eine groß. Der größere Mikrosporenkern teilt sich in den vegetativen und generativen Kern, während die drei anderen Mikrosporenkerne degenerieren und die sie abgrenzenden Zellplatten sich mehr oder weniger vollständig in quellbare Zellulosewände verwandeln. Der generative Kern teilt sich dann nochmals, so daß aus jeder Pollenmutterzelle sich ein dreikerniges Pollenkorn entwickelt.

Carex. Über die Entwicklung des Embryosackes der *Carex*-Arten liegen Beobachtungen von J ö n s s o n (1881) an *Carex acuta*, von H o f m e i s t e r (1871) an *C. panicea*, *hirta* und *arenaria*, von V e s q u e (1879) an *Carex vesicaria*, von F i s c h e r (1880) an *Carex praecox* (= *caryophyllea*) und von H e i l b o r n (1918) an *C. pilulifera*, *C. digitata*, *C. ericetorum*, *C. caryophyllea* und *C. panicea* vor.

In ganz jungen Samenanlagen besteht der Nuzellus aus der Epidermis und unter dieser aus mehreren mit der Längsachse parallel laufenden Zellenreihen. Die mediane Reihe wächst am stärksten, und aus ihr geht die einzige Archesporzelle hervor. Außerhalb der Mutterzelle liegt eine Tapetenzelle, als Schwesterzelle der vorigen entstanden, die schon vor der Tetradenteilung sich zu teilen anfängt. Es entsteht eine mächtige Tapetenschicht, so daß der reife Embryosack fast in der Mitte des Nuzellus liegt. Da diese Teilungen der Tapetenzelle schon frühzeitig einsetzen, erhielt F i s c h e r (1880) die falsche Vorstellung, daß der Embryosack aus einer tiefer gelegenen Zelle hervorgeht. Der chalazale Teil des Nuzellus wächst auch kräftig heran. Das äußere Integument der inneren Seite wächst zu einem plasmareichen Organ aus, das sich an die Mikropyle legt und wahrscheinlich bei der Nahrungszufuhr eine Rolle spielt; vielleicht dient es auch als Obturator.

Während der Krümmung der Samenanlage vollziehen sich die Teilungen der Embryosackmutterzelle. Von den vier Tetradenzellen wachsen die chalazale und die mikropylare anfangs gleich rasch und verdrängen die mittleren. Stets wächst aber die chalazale Zelle zum Embryosack aus. Die weitere Entwicklung des Embryosackes ist auch völlig normal.

Nach der Befruchtung liegen Ei- und Endospermkern dicht nebeneinander, während die übrigen Kerne degenerieren, die Antipoden am schnellsten.

Die weitere Entwicklung setzt mit den Teilungen des Endospermkerns ein, wodurch zahlreiche freie Kerne im Wandbeleg entstehen. Die Kerne haften größtenteils je zwei oder drei aneinander und die später sich ausbildenden Scheidewände schneiden zwei- bis mehrkernige Zellen aus.

Carex vulpina. Die Pollenentwicklung verläuft in der gleichen Weise wie bei *Heleocharis* (E l f v i n g 1878).

Carex aquatilis. S t o u t (1912) zählte ungefähr 37 haploide Chromosomen. Der Autor beschreibt die typischen und allotypischen Teilungen und tritt vor allem für die Individualität der Chromosomen auch im ruhenden Kern ein.

Carex acuta. Juel (1900) gibt etwa 52 Chromosomen in der haploiden Generation an.

Carex pilulifera besitzt nach Heilborn (1918) acht Chromosomen im Gametophyten, *C. ericetorum* 16, *C. digitata* 24, *C. caryophyllea* 32 und *C. flava* ebenfalls 32. Interessant ist, daß die Größe der Chromosomen außerordentlich verschieden ist, und zwar sind die Chromosomen um so größer, je geringer ihre Anzahl ist.

Heilborn (1922) gibt folgende Haploidzahlen an, aus denen sich ergibt, daß bei *Carex* keine multiplen Zahlen existieren und daher auch keine polyploiden Arten vorhanden sind.

Carex pilulifera L. . . .	9	*Carex pallescens* L.	32
„ *ericetorum* Pall. . .	15	„ *vulpina* L.	34
„ *vaginata* Tausch .	15 u. 16	„ *flava* L.	35
„ *panicea* L. . . .	16	„ *riparia* Curt. . . .	36
„ *montana* L. . . .	19	„ *rostrata* Stokes . . .	38
„ *dioica* L.	26	„ *caespitosa* L.	40
„ *digitata* L. . . .	26	„ *vesicaria* L.	41
„ *atrata* L.	27	„ *gracilis* Curt. . . .	42
„ *Halleri* Gum. . .	28	„ *Goodenoughii* J. Gay .	42
„ *caryophyllea* Latour	31		

In einer weiteren ausführlichen Arbeit diskutiert Heilborn (1924) die Chromosomenzahlen in Beziehung zu den Verwandtschaftsverhältnissen der Gattung *Carex*. Systematisch nahestehende Arten weisen auch annähernd gleiche oder sehr beieinander liegende Chromosomenzahlen auf. Die Formen mit den niedrigsten Chromosomenzahlen werden als die primitivsten und phylogenetisch ältesten angesehen.

Vielfach finden sich Unterschiede in der Größe der verschiedenen Chromosomen vor; so hat z. B. *Carex pilulifera* 3 lange, 4 mittlere und 2 kurze; *C. panicea* 3 lange, 2 mittlere und 11 kurze; *C. ericetorum* 1 mittleres und 14 kleine. Für die ersten beiden Spezies hat sich herausgestellt, daß das lange Chromosom 1 mittleren und 1 kleineren entspricht. Es wird daher angenommen, daß die Kerne dieser drei Arten dieselben Sorten von Chromosomen, nur in verschiedenen Zahlen enthalten.

Auf Grund der nachfolgenden Chromosomenzahlen scheint es, daß die *Montanae* und *Paniceae* die primitivsten bisher untersuchten Sektionen sind. Wahrscheinlich leiten sich die *Acutae* von den *Atratae* ab. Man könnte auf Grund der Chromosomendifferenzen folgende phylogenetische Reihe aufstellen: *Paniceae* → *Trachychlaenae* → *Atratae* → *Acutae*.

Die folgenden Sektionen, die augenscheinlich eine natürliche Gruppe bilden, sind jung: *Pseudo-cypereae*, *Physocarpae*, *Paludosae* und *Hirtae*. *Vignea* scheint ein Subgenus von geringem Alter zu sein. Die Chromosomenzahlen zeigen, daß die *Dioicae* und *Petraeae* keine sehr primitiven Gruppen sind und daß sie sehr gut mit den *Elongatae* und *Digitatae* in Beziehung stehen können.

Die haploiden Chromosomenzahlen der *Carex*-Arten, geordnet nach dem System von Kükenthal, sind folgende:

Subgenus *Primocarex* Kükenth.
Sektion *Dioicae* Tuckerm.
C. dioica L. (Hort. Berg. von Finse, Norwegen) 26

Sektion *Petraeae* O. F. Lang.
C. rupestris All. (v. Tromsö) 25
Subgenus *Vignea* (P. Beauv.) Nees.
Sektion *Arenariae* Kunth.
C. intermedia Good. (= *disticha* Huds., v. Djursholm), etwa 31
„ *Muehlenbergianae* Tuckerm.
C. contigua Hoppe (v. Djursholm), etwa 29
C. divulsa Good. Leersii (F. Schultz), W. Koch (Hort. Berg. v. Stenshuvud, Scania, Schweden) 29
„ *Stenorhynchae* Th. Holm.
C. vulpina L. (v. Djursholm) 34
„ *Paniculatae* Kunth.
C. paradoxa Willd. (v. Bodö) 32
„ *Canaseentes* Fries.
C. canescens L. (v. Tromsö) 28
„ *Tenuiflorae* Kunth.
C. loliacea L. (Hort. Berg. v. Paddos. (?) 27
„ *Elongatae* Kunth.
C. elongata L. (v. Djursholm), etwa 28
Subgenus *Eucarex* Coss. et Germ.
Sektion *Acutae* Fries.
Subsekt. *Rigidae* Fries.
C. rigida Good. (Hort. Berg. v. Fjällnäs, Schweden) . . . 35
Subsekt. *Vulgares* Aschers.
C. aquatilis Wahlenb. (cf. Stout 1913), etwa 37
C. Goodenoughii Gay (v. Djursholm) 42
var. *juncea* Fries (Hort. Berg.), etwa 42
C. gracilis Curt. (Upsala Bot. Gart. u. Hort. Berg. spont.) 42
„ *Caespitosae* Fries.
C. caespitosa L. (v. Djursholm) 40
C. Hudsonii A. Benn. (× *Goodenoughii* Gay [?], v. Djursholm) 40
Sektion *Atratae* Kunth.
C. alpina Swartz. (Hort. Berg. v. Norwegen) 28
C. Buxbaumii Wahlenb. (Hort. Berg. v. Jämtland, Schweden), etwa 37
C. atrata L. (Hort. Berg.) 27
„ *Trachychlaenae* Drejer.
C. glauca Murr. (et Scop.) (v. Visby) 38
„ *Pachystylae* Kükenth.
C. pallescens L. (v. Djursholm) 32
C. tomentosa L. (v. Visby) 24
„ *Montanae* Fries.
C. ericetorum Poll. (v. Djursholm) 15
C. montana L. (Hort. Berg.) 19
C. pilulifera L. (v. Djursholm) 9
„ *Mitratae* Kükenth.
C. caryophyllea Latour (v. Djursholm) 31
„ *Digitatae* Fries.
C. digitata L. (v. Djursholm) 26
C. ornithopoda Willd. (v. Visby), etwa 23

Sektion *Paniceae* Tuckerm.
C. panicea L. (v. Djursholm) 16
C. sparsiflora (Wahlenb.) Steud. (= *vaginata* Tausch, Hort. Berg. v. Fjällnäs, Schweden u. Valdres, Norwegen) . 16
„ *Hymenochlaenae* Drejer.
C. capillaris L. (Hort. Berg. v. Skelloftea, Schweden) . . 27
„ *Spirostachyae* Drejer.
C. punctata Gaud. (Hort. Berg) 34
C. distans L. (v. Visby) 37
C. Hornschuchiana Hoppe (v. Visby) 28
C. flava L. × *Hornschuchiana* Hoppe (wahrsch. v. Bodö) . 33
C. Oederi (Ehrh.) Hoffm. (v. Djursholm) 35
C. lepidocarpa Tausch. (Hort. Berg. v. Käulinge, Scania, Schweden u. v. Visby) 34
„ *Pseudo-cypereae* Tuckerm.
C. pseudo-cyperus L. (v. Djursholm) 33
„ *Physocarpae* Drejer.
Subsekt. *Lupulinae* Tuckerm.
C. Grayi Carey (Hort. Berg. v. Zürich Bot. Garten) . . . 26
Subsekt. *Vesicaria* Tuckerm.
C. rostrata Stokes (v. Djursholm) 38
C. vesicaria L. (v. Djursholm) 41
Sektion *Paludosae* Fries.
C. riparia Curt. (v. Djursholm) 36
„ *Hirtae* Tuckerm.
C. hirta L. (Hort. Berg) 56

5. Reihe Principes.

Die *Principes* zeichnen sich durch ein gut ausgebildetes Embryosacktapetum aus. Es sind zwei Integumente vorhanden. Die Pollenentwicklung erfolgt nach dem *Dikotylen*-Typus (s. aber *Nipa!*). Ein Antherenperiplasmodium wird nicht gebildet. Die reifen Pollen sind zweikernig. (Eigene Beobachtungen bei *Chamaedorea oblongata* Mart., *Astrocaryum rostratum* Hook. und *Trachycarpus excelsa* [Thumb.] Wendl.) Zytologisch zeigen sich also die *Principes* von den *Spathiflorae* gut unterschieden, woraus sich ergibt, daß die frühere Vereinigung unter der Reihe der *Spathiflorae* unnatürlich ist.

Das Endosperm ist nuklear (L l o y d 1910, B a u c h 1911). Das Archespor gibt eine Schichtzelle ab. Meist nur eine Embryosackmutterzelle, vier Makrosporen, die chalazale zum Embryosack.

Familie Palmae.

Phoeniceae.

Phoenix ceylanica Trimen. Eine Embryosackmutterzelle, vier Tetraden, die chalazale zum Embryosack (B a u c h 1911).

Ph. dactylifera. N è m e c (1910) gibt die Anzahl der Chromosomen in der diploiden Generation mit 28 an. Nach L l o y d (1910) ist der Embryosack von einer Tapetenschicht umgeben, die zuerst den Nuzellus verdaut, und dann einen Verdauungssack am Antipodenpole bildet. Der

reife Embryosack ist achtkernig, die Antipoden sind klein und liegen in einer Höhlung an der Basis des Embryosackes. Eine Nuzelluskappe wird ausgebildet, im übrigen ist aber der ganze Nuzellus vom Embryosack resorbiert. Das Endosperm ist nukleär angelegt.

Pinanga moluccana. Nach Lötscher (1905) liegen die drei Antipoden mit nicht gerade festen Membranen und mittelstarken Kernen dem Eiapparat gegenüber in einer ziemlich seichten Ausbuchtung des Embryosackes. Das Gewebe unter ihnen zeigt keine besondere Orientierung seiner Zellen, die große Kerne besitzen.

P. patella verhält sich ähnlich wie *P. moluccana* (Lötscher 1905).

Loxococcus rupicola. Die drei rundlichen Antipoden sitzen nach Lötscher (1905) der Mikropyle gegenüber auf einem postamentartigen Vorsprung eines tellerförmigen Zellkomplexes, der mit dem Chalazagewebe in nur loser Verbindung steht und sich leicht losreißen läßt. Von den an sich kleinen Antipoden enthält fast jede zwei bis drei Kerne.

Sabaleae.

Licuala spinosa Thumb. und *L. peltata* Roxb. Embryosack achtkernig (Bauch 1911).

Sabal Adansonii Guerns-palmetto Lodd. Embryosack achtkernig. „Mit dem untersten Ende, das offenbar den Charakter eines Haustoriums hat, dringt der Embryosack bis in die nächste Nähe der Chalaza vor. Dadurch bekommt er die Gestalt einer Hantel mit ungleich verdickten Enden. Der vordere größere Teil des Embryosackes wird später von dem Endosperm erfüllt, während sich an der Stelle des hinteren, kleineren Teiles zwischen Chalaza und Einschnürung eine Höhlung befindet, die uns in ähnlicher Weise auch bei *Liacula* und *Livistona* schon begegnet ist. Die Schicht, die das Integument gegen den Embryosack abgrenzt, besteht zum größten Teile aus länglichen Zellen, die an der eingeschnürten Stelle sogar papillenförmig weit in den Embryosack hinein vorgezogen sind. Wir haben es hier wohl mit einer Einrichtung zu tun, die die Ernährung des Embryosackes begünstigt" (Bauch 1911).

Lepidocaryoideae.

Zalacca Wallichiana Mart. Bei der Entwicklung des Embryosackes wird das Nuzellargewebe aufgelöst, mit Ausnahme der äußersten Schicht, durch die der Eiapparat mit dem inneren Integumente verbunden bleibt (Bauch 1911).

Chrysalidocarpus lutescens. H. Wendl. Drei oder mehr Antipoden vorhanden (Bauch 1911).

Dypsis madagascariensis Mart. Embryosack achtkernig (Bauch 1911).

Calyptrocalyx spicatus Blume. Embryosack normal achtkernig (Bauch 1911).

Heterospathe elata Scheft. Embryosack achtkernig (Bauch 1911).

Nephrosperma Van-Houtteanum Balf. Embryosack normal achtkernig (Bauch 1911).

Normanbya Muelleri Beer. Eine Embryosackmutterzelle (Bauch 1911).

Areca catechu L. Vier Makrosporen (Bauch 1911).

A. triandra Roxb. Pollentetradenbildung simultan (Palm 1920).

Cocos nucifera L. Manchmal mehrere Embryosackmutterzellen (Bauch 1911).

Carysta spec.
Pterygospermum spec. } Pollentetradenbildung simultan (Palm 1920).

Chamaedorea Karwinskiana besitzt nach Suessenguth (1921) die haploide Chromosomenzahl 13. Geschlechtschromosomen sind, wie aus der Zählung der homöotypischen Metaphasen hervorgeht, auch bei dieser diözischen Pflanze nicht vorhanden.

Ch. corallina Karst. Nach Söderberg (1919) findet die Pollenentwicklung nach dem *Dikotylen*-Typ statt, d. h. die Wandbildung in den Pollentetraden erfolgt simultan und nicht sukzedan. Die Haploidzahl ist etwa 12—14.

Tischler (Referat in Zeitschr. f. Bot. 1920 Bd. 12) weist darauf hin, daß es sehr wünschenswert wäre, etwas über das etwaige Vorkommen eines Periplasmodiums zu erfahren. „Sollten sich die Palmen, ebenso wie in der Bildung des Pollens selbst, hier anders wie die *Araceen* verhalten, so dürfte die Wahrscheinlichkeit steigen, daß die alte Reihe der ‚*Spathiflorae*' unnatürlich ist und Warning sowie Engler recht daran taten, diese aufzuteilen und für die Palmen eine selbständige Reihe zu begründen. Die Spathaentwicklung würde dann nur als Konvergenzerscheinung angesehen werden können." Daraufhin habe ich die Pollenentwicklung bei einigen *Chamaedorea*-Arten (z. B. *concolor*, *Casperiana* Kl. usw.) untersucht und festgestellt, daß kein Periplasmodium gebildet wird, sondern daß die Tapetenzellen an Ort und Stelle im Stadium der Tetradenteilung der Pollenkörner degenerieren.

Ch. concolor. Das innere Integument ist in seinem oberen Teil zweischichtig. Das Nuzellargewebe nur sehr schwach chalazal entwickelt. Der rundlich eiförmige Embryosack enthält nach Suessenguth (1921) nur vier Kerne. Eiapparat und ein Polkern. Antipoden fehlen.

Ch. Sartorii. Die Haploidzahl beträgt nach Suessenguth (1920) 6—7.

Ch. glaucophylla. Suessenguth (1920) fand als Haploidzahl 13.

Nipoideae.

Nipa fruticans. Nach Rademacher (1925) sind zwei Integumente vorhanden. Archespor einzellig, anscheinend nur zwei Makrosporen, die innere entwickelt sich zum Embryosack. Dieser ist fünfkernig (Eiapparat und zwei Polkerne). Der mikropylare Kern des zweikernigen Embryosackes teilt sich zweimal, der chalazale überhaupt nicht. Die Pollentetradenteilung ist sukzedan (!), die Haploidzahl beträgt 8.

Actinophloeus Macarthurii Becc. Msc. Das Archespor ist einzellig, vier Makrosporen werden gebildet, ferner ein normaler achtkerniger Embryosack und ein nukleares Endosperm (Rademacher 1925).

6. Reihe Synanthae.

Genaue Untersuchungen fehlen.

Familie Cyclanthaceae.

Cardulovica macropoda Kurz. Die Pollentetradenteilung erfolgt nach dem sukzedanen Typus (Palm 1920).

7. Reihe Spathiflorae.

Die Tapetenzellen bilden um die Pollenkörner ein Periplasmodium. Die Pollentetradenbildung ist sukzedan. Die Pollenkörner selbst sind bei manchen Arten dreikernig. Es werden zwei, drei und vier Makrosporen angegeben. Die Endospermbildung erfolgt meistens, wenn nicht immer, nach dem Basalapparattypus. Die haploide Chromosomenzahl beträgt acht oder sechzehn. Die Zahl der Antipoden ist häufig vermehrt (?).

Familie Araceae.

Die *Araceen* weisen bezüglich des Endosperms mehrere Übereinstimmungen mit den *Helobiae* und den Verwandten derselben auf. So kehrt hier dieselbe Endospermausbildung wie bei z. B. *Ottelia* in ähnlicher Ausbildung bei *Pothos* wieder, die von *Xyris* bei *Lysichiton* und *Symplocarpus*. Dagegen gibt es in dieser Familie noch andere endospermale Gestaltungsformen, die nach einer regelrechten Kammerung des Embryosackes erzeugt werden: die obere Endospermhälfte kann nicht nur freie Kerne — wie bei den *Helobiae* — führen, sondern bei anderen Formen auch unmittelbar nach der ersten Teilung des oberen Tochterkerns des primären Endospermkerns durch Wände in neue Kammern geteilt werden (*Anthurium* u. a.), während die basale Endospermhälfte wie früher ausgefüllt werden kann. Die Variation ist aber damit nicht erschöpft, weil sowohl „gewöhnliches" zellulares Endosperm (bei *Pistia* z. B.) von demselben Aufbau wie bei *Magnolia* oder *Anona* als auch ein nukleares (*Dieffenbachia Daraquiniana*) gefunden werden kann. Doch sind die meisten Angaben sehr revisionsbedürftig. Näheres wird eine Berliner Dissertation von Jüssen bringen.

Pothos. Die Endospermbildung ist bereits seit Hofmeister (1861) bekannt; sie erfolgt in gleicher Weise wie bei den *Helobiae*. Die Pollenkörner besitzen nach Elfving (1878) und Strasburg (1884) nur einen generativen Kern. Die Pollentetradenbildung verläuft sukzedan (Palm 1920).

Anthurium. Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes von *Anthurium* beobachtete Samuels (1913), daß in den Oxalatraphidenzellen, aber nicht in den anderen Oxalatzellen Kernverschmelzungen stattfinden. Die Vielkernigkeit dieser Zellen kommt durch Auflösung der Zellwand einer Nachbarzelle zustande. Diese Angabe ist jedoch unzutreffend. Eine Berliner Dissertation von Brunzema (1923), die jedoch bisher noch nicht im Druck erschienen ist, stellt fest, daß in allen Fällen von Oxalatraphidenzellen keine Zellverschmelzungen erfolgen, sondern daß die Zellen, die stets Schleimzellen sind, sich vergrößern und ebenfalls die Größe des Kerns außerordentlich zunimmt. Es handelt sich hier um typische „Sekretzellen".

Anth. crystallinum. Nach Gow (1913) entwickelt sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack. Der Embryosack ist achtkernig und zeigt keine Besonderheiten.

Anth. longifolium. Hofmeister (1859) gibt an, daß sich hier ein Basalapparat bildet, indem sich bei der ersten Teilung des Endospermkerns eine Zellwand bildet und nur in der oberen Zelle durch freie Kernteilung ein nukleares Endosperm entwickelt.

Anth. violaceum Schott. var. *leucocarpum*. Nach Campbell (1905) beträgt die haploide Chromosomenzahl 16. Die Embryosackmutterzelle

entwickelt sich direkt zum Embryosack. Der Endospermkern bildet zuerst eine obere und eine untere Endospermzelle, aus denen sich zwei verschiedene Endosperme entwickeln. Juel (1915) gibt für *Anthurium* typische Periplasmodienbildung in den Antheren an.

Acorus calamus wurde im 16. Jahrhundert nach Europa eingeführt. Die Pflanze fruchtet in Europa nicht. Nach Mücke (1908) ist sowohl die Pollen- als auch die Embryosackentwicklung so mangelhaft, daß kein Samen entstehen kann.

Monstera. Elfving (1878) fand in den reifen Pollenkörnern nur einen generativen Kern, ebenso Strasburger (1884).

Spathiphyllum Patinii (Hopp.). Nach Schürhoff-Jüssen (1925) findet normale Befruchtung der Eizelle durch Pollenschlauch statt; daneben aber äußerst zahlreiche Polyembryonie; es handelt sich hier um vegetative Sprossungen aus diploiden Zellen der Nuzelluskappe; an anderer Stelle des Embryosacks wurden Polyembryonen nie beobachtet, da ja auch der ganze Nuzellus bis auf die Nuzelluskappe vom heranwachsenden Embryosack verdrängt wird.

Symplocarpus foetidus (= *Spathyema foetida*). Gow (1907) fand eine Archesporzelle, die sich in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle teilt. Drei Makrosporen werden gebildet, die innerste wird zum achtkernigen Embryosack. Die Haploidzahl ist 8. Rosendahl beschreibt (1906, 1908) in der Antipodenregion des Embryosackes zahlreiche große Zellen mit charakteristischen großen Kernen; er glaubt an ihre Entstehung aus den Antipoden, obgleich er ihre Entstehung nicht hat verfolgen können. Es ist jedoch klar, daß es sich hier wieder um den Basalapparat des Endosperms handelt. Der Embryo hat einen kurzen dicken Suspensor und verdrängt das Endosperm mit Ausnahme des Basalteiles.

Über die Pollenentwicklung, insbesondere auch über das Verhalten der generativen Zelle sowie die Periplasmodienbildung, berichtet Duggar (1900) und Gow (1907). Duggar sah die beiden generativen Kerne im Pollenschlauch in einer gemeinsamen Zelle. Das reife Pollenkorn ist zweikernig. Die Pollentetradenbildung ist sukzedan.

Nephthytis Gravenreuthii. Nach Gow (1908) bilden sich zwei Tochterzellen der Embryosackmutterzelle, von denen sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack entwickelt. Es wurde einmal Polyembryonie (?) beobachtet. Die Endospermbildung beginnt nach dem nuklearen Typus; die drei Antipoden bleiben einige Zeit nach der Befruchtung erhalten.

Nephthytis liberica Schott. Nach Campbell (1905) beginnen mehrere Embryosäcke sich zu entwickeln, aber schließlich verdrängt einer die andern. Der definitive Embryosack zeigt niemals ein typisches Aussehen; möglicherweise entsteht er durch Verschmelzung von zwei oder mehr primären Embryosäcken. Man findet daher öfter mehrere Embryosäcke, oder einen, der durch eine Zwischenwand geteilt ist. Die Zahl der Kerne im Embryosack kann von 4—15 schwanken; gelegentlich treten mehrfache Kernverschmelzungen auf. Die Synergiden können fehlen, ebenso die Antipoden.

Homalonema argentea. Gow (1898 und 1913) fand, daß die Embryosackmutterzelle zwei Tochterzellen bildet, von denen die mikropylare zum Embryosack wird.

Philodendron Wendlandii und *Ph. gloriosum* besitzen nach Gow (1913) einen normalen achtkernigen Embryosack.

Aglaonema. Es liegen Untersuchungen von C a m p b e l l (1903, 1912) vor. Der Embryosack von *Agl. commutatum* zeigt mancherlei Abweichungen vom normalen Typus. Es bilden sich ein bis drei Embryosäcke in jeder Samenanlage aus, jedoch entwickelt sich nur einer zur Reife. Die Zahl der Kerne im Embryosack beträgt 4—12 und die Polarität ist nur schwach entwickelt. Häufig beobachtet man Kernverschmelzungen und häufig kann man den Antipoden- und Eiapparat nicht voneinander unterscheiden. Die Vermehrung der Antipoden bis zu sieben wird von G o w (1913) bestätigt.

Die Pollenkörner von *Agl. pictum* sind dreikernig. Ein typisches Periplasmodium wird gebildet. Über die Entwicklung des Embryosackes von *Agl. commutatum*, *Agl. modestum* und *Agl. simplex* berichtet C a m p b e l l (1912). Bei *Agl. simplex* und *Agl. modestum* wird die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack. Bei *Agl. commutatum* scheint die Embryosackmutterzelle Tochterzellen zu bilden. Gelegentlich wird auch bei *Agl. modestum* eine Teilung der Embryosackmutterzelle gefunden. Bei *Agl. commutatum* besteht wahrscheinlich der Embryosack aus der Verschmelzung mehrerer Makrosporen. Bei *Agl. simplex* und *Agl. modestum* teilt sich im vierkernigen Embryosack nur noch einer der beiden Mikropylarkerne und liefert hierdurch die zwei Synergiden (?). Die beiden Chalazakerne bleiben ungeteilt, bis der Eiapparat vollständig ist, so daß in diesem Stadium der Embryosack fünfkernig ist. Dann teilen sich auch die beiden Chalazakerne, ohne daß es aber zu einer Verschmelzung zweier Kerne zum Endospermkern oder zur Ausbildung von Antipodenzellen käme (?). Eine Befruchtung konnte nicht beobachtet werden. Bei *Agl. pictum* werden Antipoden gebildet und die Polkerne verschmelzen. Beide Synergiden sind bei der ersten Teilung des Embryos intakt. Die erste Zellwandbildung im Endosperm erfolgt, nachdem vier freie Kerne im unteren Teil des Embryosackes gebildet sind. Die Entwicklung des zelligen Endosperms schreitet von der Basis des Embryosackes nach der Spitze zu.

Agl. nitidum. Der reife Pollen ist nach G o w (1913) allem Anschein nach zweikernig. Im reifen Embryosack finden sich fünf Antipoden. Die Endospermbildung folgt dem zellularen Typus (?).

Agl. versicolor besitzt nach G o w (1908) acht haploide Chromosomen. Die Endospermbildung erfolgt durch simultane Zellteilung. Die Zahl der Antipoden soll von zwei zu elf schwanken.

Dieffenbachia. Nach H i m m e l b a u e r (1909) bildet die Embryosackmutterzelle nur zwei Makrosporen, von denen die innere zum Embryosack wird.

Dieffenbachia Daraquiniana. Von G o w (1908) wurden acht haploide Chromosomen gezählt. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, die mikropylare bildet den Embryosack. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Die drei Antipoden bleiben lange erhalten.

Dieffenbachia seguine. C a m p b e l l (1900) berichtet über die Periplasmodiumbildung in den Antheren.

Lysichiton kamtschatcense L. zeichnet sich nach C a m p b e l l (1899) durch Vermehrung der Antipodenzellen nach der Befruchtung aus. Doch ist die Zahl der gebildeten Antipodenzellen nicht sehr hoch (z. B. 8). Oft sind die Antipodenzellen deutlich von den basalen Endospermzellen, die viel kleiner sind, abgesetzt; doch ist dies nicht immer der Fall.

Diese als persistierende Antipodenzellen angesehenen Zellen sind

jedoch der aus dem basalen Kern der ersten Kernteilung des Endosperms hervorgegangene Basalapparat des Endosperms. Der Endospermkern bildet zuerst freie Kerne, aber bald werden Zellwände gebildet, und bald ist der ganze Embryosack von dem Endospermgewebe gefüllt, wie dies bei allen *Aroideen* sich vorfindet. Meistens sind die apikalen Endospermzellen wesentlich größer als die basalen.

Zantedeschia (= *Calla*) *aethiopica* (= *Richardia africana*) besitzt nach Overton (1909) 16 haploide Chromosomen. Nach Gow (1913) wird die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack. Die Gewächshauspflanzen sind meist steril. Die reifen Pollenkörner sind dreikernig.

Die Samenanlage hat nach Michell (1916) zwei Integumente. Der Nuzellus wird von dem reifen Embryosack bis auf wenige Zellen an der Spitze und der Basis verdrängt. Von den vier Makrosporen wird die innerste zum Embryosack. Im achtkernigen Embryosack degenerieren die Antipoden sehr bald. Die beiden Polkerne liegen in körnigem Zytoplasma an der Basis des Embryosackes. Die Haploidzahl soll 12 betragen.

In einer Samenanlage wurde ein zweizelliger Körper vom Aussehen eines jungen Embryo am Chalazaende gefunden.

Einige Zellen an der Basis des Endosperms sind viel größer als die übrigen, sie dienen anscheinend der Nahrungszufuhr.

Peltandra undulata. Über die Pollenentwicklung und Periplasmodienbildung in den Antheren berichtet Duggar (1900); er unterscheidet insbesondere zwei typische Fälle bei der Ausbildung der generativen Zelle. Seine Anschauungen sind indessen durch die Arbeiten von Friemann (1910) und Wefelscheid (1911) überholt. Die Haploidzahl soll etwa 22 sein.

Xanthosoma. Von Gow (1913) wurden 16 haploide Chromosomen gefunden. Der Embryosack besitzt fünf Antipoden.

Spathicarpa sagittaefolia. Campbell (1902) beschreibt eine Gruppe von wenigen sehr großen Zellen mit außerordentlich großen Kernen an der Basis des Endosperms, die von dem kleinzelligen Endosperm im oberen Teile des Embryosackes scharf abgegrenzt ist. Wahrscheinlich stammt diese basale Gruppe von Riesenzellen von dem unteren der beiden durch die erste Teilung des Endospermkerns entstandenen Kerne.

Die Embryosackentwicklung verläuft normal. Nach der Befruchtung vergrößern sich die Antipoden sehr und eine von ihnen kann sich teilen (! dies ist wohl der primäre Endospermkern), so daß oft vier Antipoden (= eine Basalzelle + drei Antipoden) zu finden sind. Die Antipodenkerne werden sehr groß.

Arum maculatum. Nach Hofmeister (1861) besitzt der reife Embryosack drei große Antipoden. In Tafel VII Fig. 16 ist der Basalapparat und darüber zwei freie Endospermkerne zu erkennen.

Über die Periplasmodiumbildung in den Antheren von *Arum maculatum* schreibt Strasburger (1882): Gleich nach Bildung der jungen Pollenkörner und Auflösung der Wände der Tetraden wandert die doppelte Schicht von Tapetenzellen, ihre Selbständigkeit aufgebend, zwischen die jungen Pollenzellen ein. Dieselben erscheinen hierauf in einem gleichmäßigen, feingranuliertem Protoplasma eingebettet. Dieses Protoplasma füllt lückenlos den ganzen Raum zwischen den Körnern aus. Es ist ein leichtes, in der feinkörnigen Substanz die Zellkerne der Tapetenzellen wiederzufinden. Dieselben zeigen sich etwas vergrößert und von ziemlich unregelmäßiger Gestalt. Sie halten sich zum Teil in der Peripherie des Faches, teils zwischen

den Pollenkörnern auf. Rosenberg (1901) deutete fälschlicherweise die Kerne dieses Periplasmodiums als steril gewordene und aufgelöste Archesporzellen.

Der Embryosack ist achtkernig, das Endosperm dünnwandig und im reifen Samen erhalten geblieben.

Die Endospermbildung erfolgt nach Jacobson-Paley (1920) in der Weise, daß sich der primäre Endospermkern teilt und zwei Zellen bildet, die chalazale Zelle bleibt dann ungeteilt und entwickelt sich zu einem großen einkernigen Haustorium, die obere Zelle liefert ein zellulares (?) Endosperm, in dem sich zuerst eine einreihige Zellreihe bildet.

Über die Entstehung des Periplasmodiums in den Antheren von *Arum maculatum* L. berichtet ausführlich Jakobson-Paley (1920). Entgegen der früher manchmal vertretenen Auffassung, daß das Periplasmodium einen doppelten Ursprung haben könne, indem es einerseits von der Wand ausgeht, anderseits sich aus Archesporzellen entwickeln soll, die plasmodialen Charakter annehmen, wird der Nachweis erbracht, daß es nur von dem ursprünglich an der Innenschicht des Pollenfaches befindlichen Tapetum ausgeht. Im Laufe seiner Entwicklung will sie manchmal Kernverschmelzung beobachtet haben, im Gegensatz zu Tischler, der solches bei *Commelina coelestis* nie vorgefunden zu haben glaubt; weiterhin aber namentlich eine starke Vermehrung der Periplasmodiumkerne durch Amitosen. Zwei Punkte werden also vor allem bezüglich des Periplasmodiums klargestellt; einerseits seine Entstehung aus den an der Wand der Anthere befindlichen Nährschichten, anderseits seine wesentlichste Funktion, die in der Ernährung der Mikrosporen besteht und mit deren vollständiger Ausbildung auch erschöpft ist.

Arum ternatum. Elfving (1878) beschreibt dreikernige Pollenkörner. Strasburger (1884) fand hier auch meistens drei Kerne.

Den reifen Embryosack bildet Hofmeister (1861) ab.

Arum orientale. Im halbreifen Samen beschreibt Hofmeister (1861) drei zu gewaltiger Größe herangewachsene Antipoden; wahrscheinlich handelt es sich hier um den Basalapparat.

Arisarum vulgare Targ. Tozz. Jacobson-Paley (1920) beschreibt die Endospermbildung. Der primäre Endospermkern teilt sich, der chalazale Tochterkern teilt sich dann nicht mehr und bildet ein großes Haustorium, während der mikropylare Tochterkern das Endosperm liefert. Ob dies Endosperm nach dem zellularen oder nuklearen Typus gebildet wird, ist nicht klar ersichtlich. Es wird nur angegeben, daß der obere Kern mehrere Mitosen eingeht und ein eiweißhaltiges Gewebe bilde. Im übrigen wird darauf hingewiesen, daß sich die Endospermbildung bei *Arisarum* ebenso wie bei *Arum* verhalte, wo zellulares Endosperm gebildet wird.

Lagenandra lancifolia. Hervorzuheben sind nach Svedelius (1910) die langen von der Plazenta emporwachsenden, einzelligen Haarbildungen, die vielleicht ähnlich wie die Obturatoren funktionieren. Der Embryosack ist normal, er verdrängt den Nuzellus bis auf die Nuzelluskappe; es findet Befruchtung statt und ein reichliches Endosperm wird gebildet.

Arisaema triphyllum. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen wurde von Atkinson (1899) beschrieben. Die haploide Chromosomenzahl ist anscheinend 16.

Die Entwicklung des Embryosackes wurde von Mottier (1892) dargestellt; sie erfolgt nach dem *Scilla*-Typus. Nach Campbell (1902)

hat *A. triphyllum* ein vielzelliges Archespor. Gow (1908) berichtet über die Teilung der Archesporzellen und die Bildung des Endosperms durch freie Kernteilung.

Pickett (1913 und 1915) fand bei einer Nachprüfung, daß die Entstehung der verschiedenen Makrosporenmutterzellen aus nur einer Archesporzelle zweifelhaft ist, da anscheinend die erste Tetradenteilung mit der Archesporzellteilung verwechselt wurde. Ferner wurde die Makrosporenbildung und die Entwicklung des Embryosackes oder der Embryosäcke aus ihnen nachgewiesen. Die Verschmelzung der Polkerne ist zweifelhaft. Die Antipoden entwickeln sich selten vollständig. Es wird ein typischer Basalapparat gebildet.

Pickett (1916) beschreibt die Periplasmodiumbildung von *Arisaema triphyllum* (L.) Schott und *A. dracontium* (L.) Schott. Die Wandungen der Tapetenzelle verschwinden vollständig und das Plasma wandert zwischen die Mikrosporen hinein. Die Kerne des Periplasmodiums nehmen amöboide Form an, was darauf hindeutet, daß sie aktiv zwischen die Pollenkörner wandern. Pollen zweikernig, häufig keimen die Pollen in den Antheren (Rowlee 1896).

A. japonicum. Die Haploidzahl beträgt nach Yamahawa (1916) (mitgeteilt von Ishikawa 1916) 13.

Pistia stratiotes. Embryosack normal, nach den Zeichnungen von Hofmeister (1861) ist anscheinend kein Basalapparat vorhanden.

Microcasia pygmaea Becc. Pollentetradenteilung sukzedan (Palm 1920).

Familie Lemnaceae.

Die Endospermbildung findet aller Wahrscheinlichkeit nach nach dem *Helobiae*-Typus statt; d. h. es wird zuerst eine basale Zelle abgegeben, in der oberen entwickelt sich dann durch freie Kernteilung das eigentliche Endosperm. Die Tapetenzellen bilden ein Periplasmodium. Die Pollenkörner sind dreikernig.

Lemna minor. Caldwell (1899) berichtet über das Eindringen der Tapetenzellen zwischen die Pollenmutterzellen. (Daneben sollen auch noch einzelne Pollenmutterzellen degenerieren und zur Ernährung des Pollens verwandt werden [?].) Es wird also ein Periplasmodium gebildet. Die Pollenkörner sind dreikernig.

Caldwell nimmt an, daß sich die Makrosporenmutterzelle direkt zum Embryosack entwickelt (s. jedoch Jönsson). Die meisten Samenanlagen degenerieren, und zwar zuerst am Antipodenende. Caldwell glaubt, daß manchmal die Verschmelzung der Polkerne ausbliebe und daß dann das Endosperm von einem der beiden Polkerne gebildet würde, während der andere Polkern erhalten bleibt. Da nun Caldwell das Vorkommen freier Endospermkerne zum mindesten im oberen Teile des Embryosackes angibt, so müssen wir, wenn wir hiermit die Befunde von Jönsson bei *L. trisulca* vergleichen, zu der Annahme gelangen, daß bei der Bildung des Endosperms eine Teilung des Embryosackinhaltes stattgefunden hat, wobei sich im oberen Teile ausschließlich nukleares, im unteren dagegen zellulares Endosperm gebildet hat. Es würde also die Endospermbildung nach dem *Helobiae*-Typus stattfinden. Durch diese Annahme hätten wir auch eine Erklärung für die Abbildungen, in-

dem nämlich die „Spezialzellen" bzw. der „untere Polkern" dort den Basalapparat darstellen.

Lemna trisulca. Von Jönsson (1881) wird die Embryosackentwicklung, sowie die ersten Teilungen des Endosperms beschrieben. Die unterste Makrospore wird zum normalen achtkernigen Embryosack. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns, die im unteren Teile des Embryosackes stattfindet, wird der Embryosack in zwei Zellen zerlegt. Die Antipoden sind bei dieser Teilung bereits in Degeneration.

8. Reihe Farinosae.

Die Endospermentwicklung folgt stets dem *Helobiae*-Typus.

Die Chromosomenzahl beträgt entweder 8 oder deren mehrfaches (*Xyridaceae*, *Pontederiaceae*) oder 12 (*Commelinaceae*). Nur bei den *Commelinaceae* findet Periplasmodiumbildung statt. Mehrere Familien (z. B. *Xyridaceae*, *Eriocaulaceae*) haben dreikernige, die anderen zweikernige Pollenkörner. Antipodenvermehrung findet nicht statt.

Familie Flagellariaceae.

Flagellaria indica L. Bei der Pollentetradenbildung wird nach der heterotypischen Teilung eine Zellplatte angelegt, doch folgt die homöotypische Teilung so schnell, daß die Zellwand oft noch nicht ausgebildet ist. Häufig liegen die vier Pollenkörner in einer Reihe. (Palm 1920.)

Familie Centrolepidaceae.

Centrolepis tenuior. Einige Angaben über die Embryosackentwicklung bringt Jönsson (1881).

Familie Xyridaceae.

Dreikernige Pollenkörner, kein Periplasmodium, Basalapparat.

Xyris indica. Weinzieher (1914) gibt als haploide Chromosomenzahl 16 an. Während der Entwicklung der Tetraden vergrößern sich die Tapetenzellen weiter; sie verlieren ihre regelmäßige Form und einzelne derselben greifen etwas in den Antherenraum hinein. Während der endgültigen Ausbildung der Pollenkörner werden die Tapetenzellen mehr und mehr resorbiert. Eine Periplasmodiumbildung wurde nie beobachtet. Die Teilung des generativen Kerns findet bereits im ungekeimten Pollenkorn statt. Die einzige Archesporzelle wird ohne Bildung von Schichtzellen zur Embryosackmutterzelle. Der Embryosack geht aus der innersten einer reduzierten Reihe von drei Makrosporen hervor. Die Ausbildung der Elemente des Embryosackes ist normal. Häufig wachsen mehrere Pollenschläuche durch dieselbe Mikropyle hinunter. Auch das Eindringen von zwei Schläuchen in den Embryosack und die Entleerung ihres Inhaltes in der Nähe der Eizelle wurde mehrfach wahrgenommen. Von den beiden Tochterkernen des Endospermkerns liefert der eine durch seine weiteren Teilungen das eigentliche Endosperm, der andere dagegen die etwa zwanzig Kerne eines basalen Endospermhaustoriums. Das Endosperm besteht später aus großen, meistens mehrkernigen Zellen.

Familie Eriocaulaceae.

Pollen dreikernig, wahrscheinlich Basalapparat.

Eriocaulon septangulare. Nach Smith (1910) sind die Pollenkörner dreikernig. Es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum Embryosack wird. Gelegentlich beginnen auch die anderen sich zu entwickeln. Die Antipoden sind sehr klein und verkümmern bald. Unter dem Embryosack liegt eine Gruppe von verdickten Zellen, die wahrscheinlich als Zuleitungsgewebe dienen. Sie färben sich intensiv und gelegentlich wölbt sich eine in den Embryosack vor. Vielleicht handelt es sich hier um einen Basalapparat. Der Embryo hat keinen Suspensor. Das eigentliche Endosperm wird durch freie Kernteilung gebildet; Zellbildung erfolgt erst, nachdem 16—32 freie Kerne vorhanden sind.

Eriocaulon truncatum. Pollentetradenbildung sukzedan (Palm 1920).

Familie Bromeliaceae.

Pollenkörner zweikernig, kein Periplasmodium, Endosperm nach dem *Helobiae*-Typus.

Tillandsia usneoides. Die „doppelte Befruchtung" wurde von Billings (1904) beschrieben. Durch die erste Teilung des Endospermkerns wird eine kleine Zelle oberhalb der Antipoden gebildet, deren Kern sich ein oder einige Male teilt. In der anderen größeren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet. Die Endospermbildung findet also nach dem *Helobiae*-Typus statt. Die Entwicklung des Embryosackes und die Befruchtung verläuft normal. Als Haploidzahl wird 16 angegeben.

Von Tischler (1915) wurde *Cryptanthus bivittatus* und *Cr. acaulis* auf Periplasmodienbildung untersucht. Zu der Zeit, in der die Pollenmutterzellen sich in Tetradenteilung befinden, sind alle Tapetenzellen durch Zellwände noch sehr deutlich abgegrenzt; die Zahl der Kerne beträgt 1—2. In späteren Stadien lassen sich Zellulosewände nicht mehr überall nachweisen. Ein geschlossenes Periplasmodium fehlt aber ganz sicher. Ganz besonders auffallend sind die mächtigen schleimigen Massen, in denen die Pollenkörner eingebettet liegen. Mit dem Plasma des Tapetum haben sie direkt nichts zu tun, höchstens könnten sie ihre Entstehung auf seine Tätigkeit zurückführen. Gegen das Ende der Pollenentwicklung hin hat sich nun auch das inzwischen völlig degenerierte und mit Farbstoffen sich annähernd homogen färbende Tapetumplasma, in dem besondere Kerne kaum noch zu unterscheiden sind, in die Höhlung des Pollenfaches begeben.

Cryptanthus acaulis Beer, *Pitcairnia* spec. haben nach Palm (1920) sukzedane Pollentetradenbildung.

Pitcairnia xanthocalyx Mart. besitzt nach Taylor (1925) die Haploidzahl 25. Die Chromosomen sind klein und kugelig.

Ananas sativus gehört zu den parthenokarpen Angiospermen. Bei den Rassen *„Charlotte de Rothschild"* und *„Bracomorensis"* findet sich nach Tischler (1912) niemals Endospermbildung. Dafür wuchern vom Nuzellus her einzelne Partien, die in mancher Beziehung an Thyllen erinnern, ins Innere der Embryosackhöhle. In diesen Bildungen war die starke Kernvermehrung auffallend, sie zählte in Höchstzahl 16, dicht aneinander gedrängter Kerne.

Bei den javanischen Rassen *„Nanas hedjo"* und *„microcephala"* wurde in einer Anzahl von Samenanlagen Endospermbildung festgestellt, ohne daß

eine Eizellbefruchtung erfolgt war. Besonders beschrieben wird der „Basalapparat" des Endosperms am Antipodalende, in dem allein Zellbildung eintrat. Dieser Basalapparat verdankt seine Entwicklung unzweifelhaft der ersten Teilung des Endospermkerns wie bei *Tillandsia*. Sonst vermochten die Samenanlagen ihr „parthenogenetisches" Endosperm nicht über das Stadium des ungekammerten Wandbelegs zu bringen.

Nach Untersuchungen von Heilborn (1921) besitzt *Ananas sativus* in der *Baños*-Rasse 75 als diploide Chromosomenzahl. Bei der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzellen fanden sich 30 gepaarte und 15 ungepaarte Chromosomen, woraus hervorgeht, daß diese Rasse ein Bastard von zwei anderen Rassen mit je 30 bzw. 45 als haploide Chromosomenzahl ist. Es ist klar, daß die verschiedenen *Ananas*-Rassen infolgedessen auch zytologisch verschieden sind. Da die *Tenguel*-Rasse keine Abnormitäten in der Pollentetradenbildung zeigt, so dürfte sie auch keine ungepaarten Chromosomen enthalten, so daß man nicht die Spezies selbst als Bastard ansprechen kann. Endlich steht Heilborn auf dem Standpunkt, daß Parthenokarpie durchaus nicht stets eine vorhergegangene Bastardierung zur Ursache haben muß.

Vriesea Malzinei Morr. Die Pollenkörner sind nach eigenen Untersuchungen zweikernig.

Aechmea conspicuiarmata Baker (?). Die Haploidzahl ist nach Taylor (1925) wahrscheinlich 25.

Familie Commelinaceae.

Die *Commelinaceen* zeichnen sich durch ein echtes Periplasmodium in den Antheren, zweikernige Pollenkörner, durch nukleare Endospermbildung aus, die Pollentetradenbildung erfolgt sukzedan mit Ausnahme von *Palisota Barkeri* Hook. f. und *Rhoeo discolor* L. (Palm 1920).

Palisota Barkeri Hook. fil. Häufig fanden sich abnorm große Pollen mit vakuoligem Plasma und einem hypertrophierten Kern (Palm 1920).

Tradescantia virginica. Ein beliebtes Objekt zytologischer Forschung ist *Tradescantia* seit jeher gewesen, und zwar erstens wegen der Möglichkeit in den Staubfädenhaaren den Verlauf der mitotischen Teilung lebend zu beobachten, zweitens wegen der früher als Amitosen gedeuteten Kernbilder des Stengels und drittens ist die Pollenentwicklung Gegenstand wiederholter Untersuchungen gewesen.

Strasburger (1879) empfahl die Staubfädenhaare von *Tr. virginica* L. und *Tr. elata* Lodd. zur Lebendbeobachtung der Mitose. Der ganze Verlauf der Mitose dauert 5—6 Stunden. Die ersten Abbildungen der Kernteilungen in den Staubfädenhaaren und auch der lebend beobachteten Kernteilungen in der Antherenwandung gab dann Baranetzky (1880). Kurz darauf brachte dann Strasburger (1880) eine lückenlose Reihe von Abbildungen der Mitose in den genannten Haaren. Zu erwähnen ist, daß auch hier Guignard (1891) seine „sphères directrices" hat beobachten wollen. In kurzer und ausgeprägter Form ist der Vorgang endlich in Strasburgers Botanischem Praktikum beschrieben.

In neuester Zeit wurden die Kernteilungen in den Haaren im lebenden Zustand von Schaede (1925) studiert.

Über die als Amitosen gedeuteten Kernbilder im Stengel von *Tradescantia virginica* berichtete zuerst Jobow (1880). Die Anzahl der Tochterkerne sei sehr verschieden, am häufigsten finde man zwei, doch habe er auch

acht bis zehn in einer einzigen Zelle getroffen. Strasburger (1880) gibt dann in seiner Arbeit über vielkernige Zellen Abbildungen dieser Kernbilder. Auch Zimmermann (1896) bildet diese Kerne ab, weist aber bereits darauf hin, daß es ihm wahrscheinlicher scheint, daß die vermeintlichen Stadien der direkten Kernteilung überhaupt nicht alle wirkliche Teilungsstadien darstellen, daß vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltsveränderungen unterworfen sei, die nur selten zu einer wirklichen Teilung führen.

Schürhoff (1905) fand dann, daß in Wundrändern am Stengel jeder zweite oder dritte Kern in mitotischer Teilung war, während zu gleicher Zeit im Gesichtsfelde etwas weiter von der Wundstelle weg amitotische Kernbilder zu sehen waren.

Strasburger (1908) berichtete dann nochmals über diese Amitosen: „Die Einschnürung braucht auch nicht bis zur Trennung der Teilstücke fortzuschreiten; sie kann es aber tun und eine selbst ansehnlichere Zahl getrennter Kerne in derselben Zelle liefern."

Schürhoff (1917) steht auf dem Standpunkte, daß es sich bei den Kernbildern von *Tradescantia* keineswegs um Amitosen, sondern nur um Formen, die durch amöbenartige Bewegung des Kernes hervorgerufen werden, handelt. Zu dieser Anschauung kommt er aus folgenden Gründen:

Trotzdem mehrere Tausend Pseudoamitosen beobachtet wurden, fand sich keine mehrkernige Zelle vor. Die Amitose eines Kernes würde demnach sicher mehrere Wochen dauern müssen.

In nebeneinanderliegenden Zellen kommen regelmäßig Mitosen und Pseudoamitosen vor; es ist ausgeschlossen, daß Amitosen und Mitosen so gleichwertig sind, daß sie regelmäßig miteinander abwechseln können.

Im Wundperiderm teilen sich die Kerne mitotisch; dies setzt voraus, daß keine amitotische Teilung des Kerns vorausgegangen ist, obgleich sich in der nächsten Umgebung zahlreiche Bilder von Pseudoamitosen zeigen. Immerhin können nach Kisser (1922) gelegentlich Fragmentationen der Kerne vorkommen.

Die Staubfädenhaare von *Tradescantia* eignen sich auch gut zu experimentellen Untersuchungen. So stellte Demoor (1895) fest, daß bestimmte Einwirkungen, welche die Bewegungsvorgänge im Zytoplasma zum Stillstand bringen, ja dieses Zystoplasma unter Umständen selbst töten, die Lebensvorgänge im Zellkern nicht sofort aufzuheben brauchen.

In den lebenden Zellen von *Tradescantia*-Haaren, die der Kälte ausgesetzt waren, will er Zentrosomen beobachtet haben. Die Teilungsvorgänge des Kernes schreiten in den Zellen der Staubfädenhaare von *Tradescantia* unter solchen Verhältnissen weiter fort, während es nicht zu einer Anlage der Zellwand kommt.

Nachuntersuchungen von Samassa (1898) bestätigten diese Befunde jedoch nicht. Samassa fand z. B. nach Einwirkung von Chloroform stets Ausbildung der Zellwand und kommt zu dem Schluß, daß der Kern bei *Tradescantia* nicht größere Widerstandsfähigkeit gegen äußere Agentien zeigt, als das Protoplasma.

Über ähnliche Versuche berichtet auch Nathansohn (1900), der allerdings an eine experimentell erzeugte Amitose denkt. Nabokich (1904) wiederholte die Versuche Demoors betreffend Beeinflussung der Zellwandbildung durch Wasserstoffatmosphäre, um die Behauptung Demoors über das Unterbleiben der Zellwandbildung in sauerstoff-

freier Atmosphäre nachzuprüfen. Es zeigte sich, daß einerseits unzweifelhaft Zellwandbildung im Wasserstoffstrome festgestellt wurde, anderseits konnte oftmals ein Unterbleiben der Zellwandbildung in Luft beobachtet werden, während die Zellkerne sich normal abrundeten.

Über die Entwicklung der Pollenkörner von *Tradescantia virginica*, *pilosa*, *subaspera*, *discolor* und *zebrina* berichtet Baranetzky (1880). Hervorzuheben ist vor allem in bezug auf spätere Untersuchungen anderer Autoren seine Abbildung 41, wo er die einzelnen Chromosomen als aus Spiralfäden bestehend abbildet.

Weitere Untersuchungen liegen vor von Strasburger (1888), der als haploide Chromosomenzahl 12 angibt. Die gleiche Chromosomenzahl gibt er auch für *Tr. subaspera* und andere Spezies an. Die Chromosomenzahl 12 wurde von Strasburger (1904) und Nawaschin (1911) bestätigt. Farmer und Shove (1905) glauben, daß die Haploidzahl zwischen 12—16 schwankt.

In den allotypischen Mitosen von *Tr. virginica* fand Nawaschin (1911, 1912) neben Kernen mit 12 Chromosomen solche mit 11 und einem zu einem Chromatinnukleolus umgewandelten zwölften Chromosom.

Über das Verhalten der Tapetenzellen von *Tr. fluminensis* und *Tr. virginica* liegen Beobachtungen von Tischler (1915) vor. Es wird nachgewiesen, daß echte Plasmodiumbildung außer bei den *Spathiflоren* und *Helobiae* auch bei den *Commelinaceen* vorkommt. Mascré (1925) erklärt die Periplasmodiumbildung bei *Tr. virginica* nicht durch aktives Einwandern der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner, sondern durch schleimige Degeneration der Tapetenzellen; er macht besonders auf das Auftreten von Kalziumoxalatraphiden in diesem Zustand aufmerksam.

Friemann (1910), der sich mit der Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der *Monokotylen* befaßt, berichtet auch über diese Stadien bei *Tr. virginica*.

Von Bernimoulin (1884) wurde die Kernteilung in den Spaltöffnungszellen und Pollen von *Tr. virginica* beschrieben. Coulter und Rose (1886) beschreiben die Keimung des Pollenkorns und stellen fest, daß hier der generative Kern zuerst in den Pollenschlauch tritt.

Sands (1923) nimmt an, daß die Chromosomen von *Tr. virginica* in der Weise konstruiert seien, daß als Grundsubstanz Linin vorhanden sei, in welches die Chromomeren, die ihrerseits wieder aus kleineren, vielfach in der Vierzahl erkennbaren Teilen zusammengesetzt sind, eingelagert sind. Ein zentraler Teil des Lininschlauches bleibt frei von Chromomeren, die, mehr an der Peripherie liegend, den Chromosomen ein knotiges Aussehen verleihen können.

Commelina folgt nach Guignard (1882) in der Entwicklung des Embryosackes dem *Scilla*-Typus. Die Periplasmodiumentwicklung in den Antheren wird von Tischler (1915) beschrieben. Mascré (1925) beschreibt das Zustandekommen des Tapetenperiplasmodiums (s. bei *Trad. virg.*).

Rhoeo discolor Hance (= *Trad. discolor* Hort.) hat nur vier bis acht haploide Chromosomen nach Gallagher (1908). Die Periplasmodiumbildung in den Antheren wird von Tischler (1915) beschrieben. Suessenguth (1921) stellte sechs haploide Chromosomen fest. Er tritt hier für Metasyndese ein. Die Chromosomen sollen einen vierfach gegliederten Körper darstellen ⚌. Es entscheidet sich erst im Stadium

des Pachynemas, ob eine Reduktionsteilung (reine Querteilung) oder eine somatische (Querkerbenteilung + Längsteilung) erfolgen soll. Diakinese und Gemini sollen nicht gebildet werden. Die Haploidzahl 6 wurde auch von Tischler (1921) bestätigt.

Zebrina pendula. Hance (1915) untersuchte die Pollenentwicklung und Pollendegeneration. Er tritt für Parasynapsis ein. Die Haploidzahl soll 12—15 betragen. Bei den allotypischen Teilungen werden auch Zwergkerne gebildet. Während die Chromosomen der haploiden Generation kurze dicke Chromosomen besitzen, haben die der diploiden Generation lange und schlanke.

Die Angabe über die schwankende Chromosomenzahl verdient in Anbetracht der Befunde von Farmer und Shove (1905) bei *Tradescantia virginica* und Nawaschins Mitteilungen über Chromosomendiminution bei dieser Pflanze Berücksichtigung.

Familie Pontederiaceae.

Die Makrosporenmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren unterste zum achtkernigen Embryosack wird. Die Endospermbildung erfolgt nach dem *Helobiae*-Typus.

Eichhornia speciosa Kunth (= *Eichhornia crassipes*) besitzt nach Smith (1898) und Taylor (1925) 16 haploide Chromosomen. Die Hälfte der Pollenkörner besaß zwei vegetative Kerne. Durch welche Art der Teilung ihre Verdoppelung vollzogen wurde, geht aus der Schilderung nicht hervor. Die ungleiche Größe der vegetativen Kerne in einem der abgebildeten Pollenkörner zeugt nach Strasburger (1908) für Amitose. Smith selbst spricht die Vermutung aus, die Verdoppelung des vegetativen Kerns beruhe bei den ihm vorliegenden Pflanzen auf pathologischen Ursachen, wie denn die *Eichhornia* unter dem Breitegrad, wo er sie untersuchte, keine Samen erzeuge. Smith (1898) fand, daß zwischen den Makrosporentetraden fast nie Wände ausgebildet wurden. Nur eine dieser nackten Zellen wächst zum Embryosack aus. Durch die erste Teilung des Endospermkerns bildet sich nach Coker (1907) eine kleine Zelle oberhalb der Antipoden, deren Kern sich wiederholt teilt und ein vielzelliges Gewebe liefert. Die Antipoden bleiben verhältnismäßig lange erhalten. In der anderen größeren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet.

v. Derschau (1915) kultivierte isolierte Mesenchymzellen von *Eichh. crassipes* und konnte nach Verlauf von 5—6 Tagen bereits lokales Dickenwachstum der Zellmembran an den Stellen beobachten, wo die Trennung aus dem Zellgewebe stattgefunden hatte. Kern- und Zellteilungen traten nicht auf.

Schürhoff (1922) wies nach, daß die Teilung des vegetativen Pollenkerns auf mitotischem Wege vor sich geht. Dies ist der einzige Fall bei den Angiospermen, wo der vegetative Pollenkern sich normalerweise weiter entwickelt. Schürhoff spricht ferner die Vermutung aus, daß *Eichhornia* ovoapogam ist, da Smith auch keine Reduktionsteilung beobachten konnte. Auch die Degeneration der Pollenkörner, die Schürhoff bei seinem Material beobachtete, dürfte hierfür sprechen. Smith fand als Endosperm nur einige freie Kerne.

Pontederia cordata. Von Smith (1898) wurden acht Chromosomen in der haploiden Generation gezählt. Die Endospermentwicklung ist nach

Coker (1907) gleich der von *Eichhornia crassipes*. Smith (1908) bestätigte die Beobachtungen von Coker, daß durch die erste Teilung des Endospermkerns der Embryosack in zwei Kammern geteilt wird, aber er stellt gleichzeitig fest, daß die Antipoden bald degenerieren und nicht, wie Coker meint, bestehen bleiben. Denn die Antipodenzellen desorganisieren unmittelbar nach der Verschmelzung der Polkerne, während die Kerne noch einige Zeit sichtbar bleiben.

Heteranthera limosum. Die Entwicklung des Endosperms stimmt nach Coker (1907) mit der von *Eichhornia crassipes* überein. Die Antipoden liegen in einer kleinen Tasche am Grunde des Embryosackes und bleiben noch längere Zeit nach Beginn der Endospermbildung sichtbar. Die Basalzelle des Endosperms wird vielzellig.

Heteranthera graminis. Den reifen Embryosack bildet Smith (1898) ab.

H. rariformis. Pollentetradenbildung sukzedan. Das periphere sporogene Gewebe bildet die Tapetenzellen der Antheren (Palm 1920).

Familie Cyanastraceae.

Cyanastrum Johnstoni Bak. Archespor einzellig, eine Makrospore, Endosperm nuklear (Fries 1919).

Familie Philydraceae.

Philydrum lanuginosum. Die Haploidzahl ist nach Winkler (1921) 8 (mitgeteilt durch Tischler 1922).

9. Reihe Liliiflorae.

Die *Juncaceae* haben dreikernige Pollenkörner, Endospermbildung nach dem *Helobiae*-Typus und Tetradenpollen. Die *Liliaceae* und *Amaryllidaceae* weisen meistens zweikernige, gelegentlich dreikernige Pollenkörner auf, das Endosperm ist teils nach dem Basalapparattypus, teils nuklear gebildet. Die *Iridaceae* haben gelegentlich dreikernige Pollenkörner und nukleares Endosperm. Bei den *Dioscoreaceae* und *Iridaceae* erfolgt die Zellwandbildung in der Pollenmutterzelle simultan. Endosperm nuklear.

Familie Juncaceae.

Die *Juncaceae* besitzen dreikernige Pollenkörner. Die Tetradenteilung erfolgt simultan. Die Pollen bleiben zu Tetraden verbunden nach dem *Ericaceen*-Typus. Das Endosperm besitzt einen Basalapparat.

Laurent (1914) will bei den *Juncaceen* nachgewiesen haben, daß die Endospermbildung durch freie Kernteilung vonstatten gehe. Die erste Teilung ist eine Querteilung des Embryosackes. Dieser Befund läßt es nach Palm (1915) nicht unmöglich erscheinen, daß eine den *Helobiae* wenigstens sehr ähnliche Endospermbildung bei den *Juncaceen* vorliegen könne. Eine solche Annahme gewinnt durch die Beschreibung der Antipoden an Wahrscheinlichkeit. Diese sind ursprünglich drei, von welchen aber die mittelste allmählich an Größe und Plasmagehalt zunehmen soll. Anscheinend können in dieser hypertrophierten Antipodenzelle nachträglich nicht nur Kernteilungen, sondern auch Zellteilungen vonstatten gehen.

Juncus articulatus. Von Elfving (1878) werden dreikernige Pollenkörner angegeben. Später berichtete dann Strasburger (1884) über

regelmäßiges Vorkommen dreikerniger Pollenkörner bei allen *Juncaceen*. Die „doppelte Befruchtung" von *Juncus* beschreibt Laurent (1904).

Eine ausführliche Arbeit über die *Juncaceen* liegt vor von Brenner (1922). Als Material dienten vor allem von *Juncus*-Arten *Juncus bufonius*, *squarrosus*, *compressus*, *lamprocarpus* und *filiformis*, von *Luzula*-Arten *L. pilosa*, *campestris* und *multiflora*. Außerdem wurden noch einige weitere *Juncus*- und *Luzula*-Arten, sowie die alpinen, südamerikanischen *Juncaceen Distichia muscoides* und *Oxychloe andina* herbeigezogen.

Das Antherentapetum ist dünn und wird aufgelöst, ohne daß ein Periplasmodium zustande kommt. Die Pollenkörner bleiben dauernd zu Tetraden vereinigt. Simultane Zellwandbildung.

Die Spermatogenese hat verschiedene interessante Einzelheiten aufzuweisen.

Der Embryosack wird nach dem Normaltypus gebildet, d. h. die basale Tetradenzelle verdrängt die oberen und wird zum Embryosack. Bei der Tetradenteilung ist wieder eine frühzeitige Verdoppelung der Chromosomen beobachtet worden, so daß die heterotypische Äquatorialplatte 18 freie Chromosomen enthält. Der Embryosack entwickelt sich wie gewöhnlich zu einem siebenkernigen. Die Polkerne verschmelzen in der Regel vor der Befruchtung.

Die Befruchtung war schwer zu beobachten. Der Pollenschlauch dringt, bei *Luzula* von einem schönen Obturator begleitet, in den Embryosack. An der Stelle der einen Synergide bildet er eine starke chromatische Masse, in der mehrere, oft zwei Chromatinkörperchen wahrgenommen werden können. Weder die Befruchtung des Eikerns noch die des Zentralkerns wurde sicher beobachtet.

Nach der Befruchtung verschwindet auch die zweite Synergide bald. Die kleinen Antipoden sind sehr beständig, teilen sich aber nicht. Der chalazal gelegene Zentralkern teilt sich sofort. Aus dem oberen Tochterkern wird das zentrale, aus dem unteren das basale Endosperm gebildet.

Das zentrale Endosperm entsteht durch freie Kernteilungen. Erst relativ spät kommen in ihm Zellwände zur Ausbildung.

Das basale Endosperm entsteht bei den *Juncus*-Arten so, daß der basale Endospermkern sich mit einer Membran umgibt, eine kleine Endospermzelle bildend. In ihr finden später einige freie Kernteilungen statt. Das basale Endosperm bleibt sehr bescheiden und verschwindet bald.

Bei *Luzula* wird der basale Endospermkern durch keine Membran abgetrennt; er teilt sich weiter und erzeugt durch die freie Kernbildung ein basales Endosperm von beträchtlicher Größe. Dieses ist anfangs hohl, schlauchförmig wie das zentrale Endosperm, wird dann gefüllt und solide, um später gänzlich resorbiert zu werden.

Der Embryo wird wenigstens bei *Luzula* spät ausgebildet. Er wird von einer unbedeutenden Suspensorzelle getragen. Noch im reifen Samen bleibt der Embryo relativ schwach differenziert.

Die Pollenkörner enthalten drei Kerne, einen großen vegetativen und zwei kleinere Spermakerne.

Luzula pilosa. Die Embryosackentwicklung wird von Fischer (1880) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Die Antipoden sind äußerst klein und in Dreizahl vorhanden. Im übrigen ist die Entwicklung des Embryosackes gleichfalls völlig normal.

Die „Doppelbefruchtung“ von *Luzula* wurde von Laurent (1904) beschrieben.

Die Pollenmutterzellen von *L. pilosa* zeigen nach Täckholm und Söderberg (1918) simultane Wandbildung.

Nach Laurent (1903) sehen die drei Antipoden dem Eiapparat sehr ähnlich, die mittlere Antipode entwickelt sich stärker vor allem nach der Befruchtung, der Kern teilt sich und es entsteht eine Menge neuer Kerne, die sich an die Peripherie der Antipode begeben, ähnlich wie beim protoplasmatischen Wandbeleg des Endosperms. Wandbildung findet nicht statt und allmählich findet Resorption durch das Endosperm statt. Die Höhlung der Antipode bleibt bestehen und scheint den Nuzellus vor der verdauenden Wirkung des Endosperms zu schützen. Die beiden anderen Antipoden verkümmern nach der Befruchtung.

Diese Angaben finden durch die Ausbildung des Endosperms nach dem „*Helobiae*-Typus“ ihre Erklärung.

Die Pollenentwicklung bei *Luzula* erfolgt nach dem *Dikotylen*-Typus (Täckholm und Söderberg 1918).

Familie Stemonaceae.

Stemona moluccana Engl. Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem sukzedanen Typus. Die Pollenmutterzellen und Pollenkörner sind sehr klein. Die Wandung der letzteren bleibt sehr dünn. Palm (1920).

St. javanica Engl. wie die vorige Art. Palm (1920).

Familie Liliaceae.

Die *Liliaceen* zeigen vor allem eine große Abwechslung in der Entwicklung des Embryosackes; die Tetradenteilung der Makrospore ist häufig mehr oder weniger unterdrückt. Die Antipoden neigen sehr zur Degeneration. Die Pollenentwicklung verläuft häufig nach dem *Dikotylen*-Typus, so bei *Tofieldia* (Afzelius 1918), *Asphodelus* (Strasburger 1880), *Anthericum* (Täckholm und Söderberg 1918), bei zahlreichen *Aloineen* (Guignard 1915).

Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb. Die Pollentetradenbildung findet nach dem simultanen Typus statt. Die Teilung der generativen Zelle erfolgt erst im Pollenschlauch. Es werden meistens vier Makrosporen gebildet, von denen jede sich zum Embryosack entwickeln kann. Das Endosperm bildet einen Basalapparat (Seelieb 1924). Auch Afzelius (1918) gibt simultane Tetradenbildung der Pollenkörner an. Durch die Feststellung von Seelieb, daß ein Basalapparat vorhanden ist, erklärt sich die unrichtige Angabe von Lötscher (1905), daß im reifen Embryosack von den drei Antipoden nur noch eine vorhanden sei.

Gloriosa virescens Lindl., *G. superba* L., *G. Rothschildiana* O'Brien. Nach Afzelius (1918) ist die Pollentetradenbildung sukzedan. Die einzige Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, die alle das zweikernige Stadium erreichen. Meist entwickelt sich die unterste, gelegentlich auch die zweitunterste Makrospore zum Embryosack. Die Antipoden werden zwei-, gelegentlich auch dreikernig. Das Endosperm ist nuklear.

Uvularia grandiflora. Vesque (1879) beobachtete einen Fall, wo aus einer Embryosackmutterzelle drei Tochterzellen hervorgingen, von denen jede bis zum Stadium des vierkernigen Embryosackes entwickelt war.

Colchicum autumnale. Nach Furlani (1904) soll Adventivembryobildung vorkommen. Der Embryosack entwickelt sich aus der zweituntersten Makrospore. Eine normale Befruchtung wurde nie beobachtet. Der Eiapparat desorganisiert und aus einer Zelle der Nuzelluskappe geht ein Embryo hervor. Gleichzeitig erfolgt Endospermbildung unter Beteiligung der Polkerne und der Antipoden. Nach Angabe von Ernst (1918) liegt jedoch Eibürtigkeit des Keims und seitliche Verlagerung desselben während des späteren Wachstums des Embryosackes vor.

Eine ausführliche Untersuchung über *Colchicum* wurde von Heimann-Winawer (1919) angestellt. Die Haploidzahl beträgt aller Wahrscheinlichkeit nach 12. Die in der subepidermalen Zellschicht des Nuzellus auftretende Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Diese liefert vier Tetradenzellen, von denen sich in der Regel die unterste zum Embryosack entwickelt. Verschiedene Anzeichen sprechen dafür, daß auch die anderen Tetradenzellen die Fähigkeit zur Weiterentwicklung nicht völlig eingebüßt haben. Die Ausbildung des achtkernigen Embryosackes findet in typischer Art und Weise statt. Über dem Scheitel des Embryosackes bleibt eine Nuzelluskappe erhalten. Der Eiapparat ist zunächst am Scheitel des Embryosackes inseriert. Die Synergiden sind meist mit dichtem Plasma erfüllt, ihr Kern nimmt eigenartigerweise gewöhnlich die Spitze der Zelle ein. Die Eizelle ist plasmaarm und von kugeliger Gestalt. Die im Herbst befruchtete Eizelle macht eine Ruhepause durch, die sich über den ganzen Winter ausdehnt. Während der Überwinterungsperiode sind keine Veränderungen in der Struktur der Keimzelle und ihres Kernes wahrzunehmen. Einzig hervorzuheben ist die sukzessive Veränderung der Lage der Keimzelle — Verschiebung vom Scheitel des Embryosackes gegen die seitliche Wandung hin. Erst im Frühjahr gelangt die Keimzelle zur Weiterentwicklung und bildet den Embryo. Die Entwicklung des Endosperms geht den ganzen Winter vor sich. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Die Nuzelluskappe wird nach und nach vollständig resorbiert.

Asphodelus microcarpus. Maige (1914) glaubt an diesem Material weitere Stützen für die Annahme der Chromosomenreduktion auf parasyndetische Weise gefunden zu haben.

Asphodelus albus und *luteus.* Die Pollentetraden entstehen nach Strasburger (1880) durch simultane Vierteilung, also nach dem sogenannten *Dikotylen*-Typus.

Bulbine annua. Die Untersuchungen von Müller (1912) stellten 26 Chromosomen von verschiedener Länge in der diploiden Generation fest.

Chlorophytum Sternbergianum (= *comosum*). Strasburger (1888) fand 12 haploide Chromosomen; er gibt ferner an, daß in einer Anthere einmal alle Kerne gegen die Regel 14 haploide Chromosomen besaßen. Im Pollenschlauch von *Chlorophytum* schwindet nachweisbar während der Teilung des generativen Kerns die ihn bergende langgestreckte Zelle.

Chlorophytum orchidearum. Die Embryosackentwicklung wird von Jönsson (1881) beschrieben und zeigt keine Besonderheiten. Es sollen drei Makrosporen gebildet werden, deren unterste zum Embryosack wird.

Dianella spec. Pollentetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus (Palm 1920).

Hosta coerulea (= *Funkia ovata*). Strasburger (1878) stellte Polyembryonie fest; diese erfolgt durch Bildung von Adventivkeimen aus

dem Nuzellusgewebe, und zwar nur in Embryosäcken, deren Ei befruchtet ist. In einem Falle wurden auch abnorm vermehrte Antipoden aufgefunden. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Sykes (1908) 24. Die Zahl der Chromosomen in den vegetativen Geweben kann infolge Verklumpung nach Strasburger (1900) sogar niedriger sein als die Haploidchromosomenzahl.

Hosta Sieboldiana. Die Haploidchromosomenzahl ist nach Strasburger (1882) und Sykes (1908) 24. Strasburger (1882) stellte bei dieser Art als erster bei Pflanzen ungleich große Chromosomen fest. Die Kerne des Gametophyten weisen nach Strasburger (1908) 6 große und 18 kleine Chromosomen auf.

Hemerocallis fulva. Gleichzeitig von Strasburger (1882) und Tangl (1882) wurde die Eigentümlichkeit beobachtet, daß statt der normalen Tetraden der Pollenkörner auch solche mit mehr als vier Pollenkörnern vorkommen. Strasburger fand auch die Erklärung dieser Erscheinung, indem er sie auf eine Unregelmäßigkeit bei der ersten Teilung der Pollenmutterzelle zurückführte, indem im Diasterstadium ein Chromosom am Äquator stecken bleibt und später einen kleinen Kern bildet, der durch zwei besondere Zellplatten gegen die beiden größeren Tochterkerne abgegrenzt wird. Später teilt Strasburger (1884) dann mit, daß solche kleinen Kerne sich dann auch zugleich mit den größeren Schwesterzellen teilen können. Die Behauptung von Biourge (1892), daß die kleinen Zellen in den Tetraden öfter kernlos seien, hat sich als unzutreffend erwiesen. Von Juel (1897) wurde diese Karyomerenbildung in der heterotypischen und auch in der homöotypischen Teilung genau verfolgt und völlig klargelegt.

Tetradenteilung sukzedan (Juel 1897).

Von Fullmer (1899) werden gleichfalls die unregelmäßigen Teilungen in der Pollenmutterzelle und im Pollenkorn beschrieben. Während er die Entstehung der überzähligen Kerne bzw. Zellen in der Pollenmutterzelle durch Mitose erklärt, führt er die Entstehung der überzähligen Kerne im Pollenkorn auf Amitosen des vegetativen Pollenkerns zurück.

Schürhoff (1913) konnte dann zeigen, daß bei der Teilung des primären Pollenkerns ebenfalls Karyomeren, und zwar in größerer Anzahl gebildet werden. Es wurden Pollenkörner mit 3—16 Einzelkernen, die jedoch nicht durch eine Kernwand getrennt wurden, beobachtet. Von Wichtigkeit ist das spätere Verhalten der einzelnen Kerne. Diese besitzen nämlich das Bestreben wieder zu verschmelzen, und zwar gruppieren sie sich um zwei Attraktionszentren, so daß sich aus ihrer Verschmelzung ein zweikerniges Pollenkorn ergeben dürfte.

Die von Strasburger (1882) angegebene Haploidchromosomenzahl 12 erscheint Tischler (1915) zu niedrig.

Tischler führt dann als mutmaßliche Chromosomenzahl 16 an; weil Schürhoff einmal 16 Karyomeren zählte, die jedesmal einem Chromosom entsprechen konnten. Da aber die Karyomeren erst nach der Längsteilung der Chromosomen auftreten, kann man von 16 Karyomeren auf höchstens 8 Chromosomen schließen. Daß aber die Vermutung Tischlers, die Chromosomenzahl sei höher als 12, richtig ist, ergibt sich aus der Tafelerklärung von Juel (1897) Abb. 14: „Die Anzahl der Chromosomen ist in diesem Kern mindestens 18.“ Ich prüfte daher die Chromosomenzahl nach und fand 24 als haploide Chromosomenzahl.

H. flava. Zacharias (1888) bildet einige Stadien der Teilung der Pollenmutterzellen ab.

Aloë Hanburyana besitzt in der diploiden Generation nach Müller (1911) 14 Chromosomen, von denen vier Paare 15—16 μ, ein Paar 6 μ und zwei Paare 4 μ lang sind. *A. arborescens* und *A. saponaria* haben nach Taylor (1925) die Haploidzahl 7, hiervon sind 3 Chromosomen klein und 4 groß; ein großes besitzt ein Trabantenchromosom.

Gasteria. Aus der Archesporzelle bilden sich eine Deckzelle und die Embryosackmutterzelle. Es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die chalazale sich zum achtkernigen Embryosack entwickelt (Stiffler 1925).

Gasteria verrucosa und *G. cheilophylla.* Nach Taylor (1923 und 1925) ist 7 die Haploidzahl. Es sind 3 kleine und 4 große Chromosomen vorhanden. Die Spindelfasern setzen bei allen Chromosomen an vorher gebildeten Einschnürungen ein. Die drei kleinen Chromosomen und drei der großen besitzen ein kleines rundliches Anhängsel an dem einen Ende, bei dem vierten großen Chromosom ist ein größerer Abschnitt durch Einschnürung von dem Hauptteil getrennt. Ein großes Chromosom besitzt einen Trabanten.

Haworthia cymbiformis (var.?) besitzt nach Taylor (1925) die Haploidzahl 7. Einige Chromosomen besitzen Trabanten.

Agapanthus umbellatus. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen wurde von Jurányi (1882) untersucht. Haploidzahl anscheinend (Abb. 116, 118, 120, 122) 6.

Gagea silvestris. Hofmeister (1849 und 1861) gibt eine sehr große basale Suspensorzelle an. Die Endospermentwicklung ist nuklear.

G. lutea. Němec (1912) gibt an, daß bei der Befruchtung ein kleines Teilchen Protoplasma zwischen beiden Kernen der verschmelzenden Geschlechtszellen eingeschlossen wird. Mit größter Wahrscheinlichkeit ist dieses Protoplasma tot, physisch verhält es sich wie eine Vakuole. Eine zweite Beobachtung betrifft eine Erscheinung, die Němec als eine dispermische Befruchtung der Eizelle deutet, da er zwei Spermakerne in die Eizelle eindringen sah. Hieran anschließend wird die Möglichkeit einer Entstehung neuer Rassen auf dieser Grundlage erörtert.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß bei *Gagea* häufig mehrere Pollenschläuche in eine Mikropyle eindringen, doch konnte nicht entschieden werden, ob auch zwei oder mehrere Pollenschläuche bis zum Eiapparat vordringen. Die Entleerung des Pollenschlauches findet in eine Synergide hinein statt. Němec fand nach der Entleerung die Spermakerne in einer dichten fast homogenen Substanz eingebettet, Spermazellen dagegen nicht ausgebildet. Beim Eindringen des einen Spermakerns in die Eizelle folgt ihm ein Streifen dieser stark färbbaren Substanz nach.

Allium. Die Embryosackmutterzelle bildet zwei Tochterzellen; in beiden findet nochmals eine Kernteilung statt, doch werden die beiden Kerne der chalazalen Zelle bereits zum Aufbau des Embryosackes verwendet. Die Haploidchromosomenzahl ist acht.

A. ursinum. Nach Guignard (1884) besitzt *A. ursinum* acht haploide Chromosomen. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Schniewind-Thies (1901) nur zwei Tochterzellen, so daß die homöotypische Teilung bereits im Embryosack erfolgt. Die Reduktionsteilung wurde von Chodat (1925) untersucht. In der Metaphase wird

die Chiasmatypie direkt sichtbar. Die Haploidzahl beträgt 7, nicht 8. In einer weiteren Publikation kommt Chodat (1925) nochmals auf seine Theorie der Zellteilung zurück. Er betont den Einfluß der Vakuolen auf die Phragmoplasten und ihre Beziehungen zum osmotischen System der Zelle.

A. Moly. Miyake (1905) gibt sieben haploide Chromosomen an.

A. victoriale. Miyake (1905) bestimmte als Haploidchromosomenzahl acht.

A. cernuum. Über die heterotypische Teilung in den Pollenmutterzellen von *Allium cernuum* Roth. berichten Mottier und Nothnagel (1913). Der ruhende Kern vor der Synapsis besteht aus einem Lininnetzwerk und Chromatinkörnchen und einem oder mehreren Kernkörperchen. „Chromatinknoten", wie sie Bonnevie beschreibt, sind nicht vorhanden. Vor der Synapsis besteht, wie bei *Lilium*, die Tendenz einen zarten zusammenhängenden Faden oder ein Spirem zu bilden. In der Synapsis findet keine Vereinigung von zwei Spiremen statt. Die Synapsis ist eine wirkliche Kontraktion des Kernnetzes und nicht, wie Lawson meint, ein Wachstum der Kernmembran von dem Kernnetz fort. Das Spirem ist eine direkte Umwandlung des Kernnetzes. Das hohle (?) Spirem ist ein dicker Chromatinfaden, in dem eine Längsspaltung nur gelegentlich sichtbar wird. Wenn diese Spaltung vorhanden ist, schließt sie völlig vor der Quersegmentierung ab. Die Neubildung des Spirems tritt an Stelle der für die *Liliaceen* und andere Pflanzen beschriebenen „second contraction". Es ergibt eine Verwicklung von Schlingen und parallelen Teilen des Spirems, die sich um einander drehen. Während dieser Neubildung tritt die Querteilung des Spirems ein. Jedes bivalente Chromosom wird durch eine Annäherung gebildet. Jedes bivalente Chromosom ist also als zwei somatische Chromosomen, die vorher mit ihren Enden aneinander im Spirem angeordnet waren, anzusehen. Die Annäherung zweier somatischer Chromosomen der Längsseite nach oder mit den Enden aneinander ist in der botanischen Literatur nicht als Synapsis bekannt, noch ist sie eigentlich als Konjugation zu bezeichnen. Die vorherrschende Form der bivalenten Chromosomen in der fertigen Spindel ist die eines großen Ringes, obwohl auch andere Formen vorkommen. Die Tochterchromosomen spalten sich während der Metaphase längs. Diese Spaltung ist als Vorbereitung für die homöotypische Teilung anzusehen. Bei der Bildung der Tochterkerne geht das Chromatin nicht in einen fein verteilten Zustand über. Die Chromosomen verlängern sich, werden wabig und zickzackförmig und bilden ein unterbrochenes Spirem, durch Vereinigung einer Anzahl der freien Endigungen. Die Enden der Chromosomen verschmelzen in den Tochterkernen nicht zu einem „Chromatinknoten". Die Haploidzahl ist 7—8.

A. tricoccum. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Allium tricoccum* beschreibt Nothnagel (1916); sie gibt ebenfalls als Haploidchromosomenzahl 8 an.

A. fistulosum. Strasburger (1888) fand 8 haploide Chromosomen. Ishikawa (1897) glaubte den Reduktionsvorgang bereits in die Urpollenzellen verlegen zu müssen, doch fand diese Angabe bei einer Nachuntersuchung von Mottier (1897) keine Bestätigung. Berghs (1904) beschreibt die ersten Stadien der Mikrosporenentwicklung.

Nach Strasburger (1879) und Fischer (1880) bildet die Embryosackmutterzelle nur zwei Tochterzellen. In beiden findet nochmals

Kernteilung statt, doch finden die Kerne der unteren bereits für den Embryosack Verwendung.

A. cepa. Schaffner (1898) beschreibt die Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium cepa*; seine Darstellung der Zentrosomen ist nach unsern heutigen Kenntnissen abzulehnen. Er gibt die haploide Chromosomenzahl 8 an. Nach Lundegårdh (1910) soll man in fixierten Kernen sehen, daß die Spiremfäden von Anfang an doppelt oder gespalten angelegt werden. Er will damit die von ihm vertretene Ansicht einer Spaltung der Chromosomen in der Telophase stützen.

Eine weitere Untersuchung der Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa* liegt von Němec (1899) vor; er stellte in zahlreichen Fällen fest, daß bei diesen Kernteilungen große freie Chromatinschleifen nachträglich noch in kleinere zerfielen.

Ferner untersuchte Read (1914) sowohl die Teilungen in der Wurzelspitze als auch die der Pollenkörner. Er gibt die Haploidzahl 8 an und tritt für eine Spaltung der Chromosomen in der Anaphase ein. Das Chromatin sammelt sich im Nukleolus und wird von diesem wieder zum Aufbau der Chromosomen abgegeben. Im Ruhezustande sind die Nukleolen mit dem Kernretikulum durch feine Fäden verbunden.

Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa* berichtet Němec (1898). Er fand in einer Wurzel eine Reihe von Zellen, deren Mitosen eine vermehrte Zahl von Chromosomen, so z. B. mindestens 24 und mindestens 40 besaßen. Es dürfte sich hier um vorangegangene Kernverschmelzungen handeln, worauf auch die Größe der Kerne hinweist.

Taylor (1925) stellte an Wurzelspitzen fest, daß ein Paar der Chromosomen einen kleinen Satelliten hat, bei diesem Paar setzen die Spindelfasern nicht in der Mitte an, sondern die Umbiegung bildet einen längeren und einen kürzeren Arm; am kürzeren Arm befindet sich der Satellit.

Ebenfalls über die vegetativen Teilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa* berichtet Merriman (1904). Er tritt für Längsspaltung der Tochterchromosomen in der Prophase ein.

Zu ganz eigenartigen Ergebnissen gelangte Bonnevie (1908) bei ihren Untersuchungen an Wurzelspitzen und Urpollenmutterzellen von *Allium* (s. allg. Teil).

Diese Ergebnisse werden von L. v. Schustow (1914), der die Teilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa* gleichfalls untersuchte, abgelehnt. Als diploide Chromosomenzahl wurde 16 festgestellt.

Endlich ist noch eine Arbeit von Dehorne (1911) zu erwähnen, in der der Autor für eine Spaltung der Chromosomen in der Telophase in gleicher Weise wie Lundegårdh eintritt.

A. odorum. Hofmeister (1861) beschreibt den reifen Embryosack mit der Nuzelluskappe, die Befruchtung und Embryobildung. Polyembryonie gibt er nicht an. Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) berichten über Polyembryonie bei *Allium odorum*, die auf Embryobildung aus den Antipoden zurückzuführen sei. Nach erfolgter Befruchtung und nur dann entwickeln sich eine, zwei oder alle drei Antipoden zu Embryonen. Es ist dabei durch beide Forscher festgestellt, daß der Pollenschlauch sich nicht weiter hinab als bis zum Eiapparat bewegt, und daß auch immer nur ein Pollenschlauch in den Embryosack eintritt, so daß es sich also nicht etwa um eine Befruchtung der Antipoden handeln kann.

Von den Antipodenzellen ist in frühen Stadien gewöhnlich eine durch bedeutendere Größe ausgezeichnet und zeigt in der Anordnung des Inhaltes eine gewisse Übereinstimmung mit der Eizelle. Im allgemeinen entwickelt sich nun nur diese eine Antipodenzelle zum Embryo, und zwar wie gesagt ohne Befruchtung. Gelegentlich bilden sich aber auch aus allen drei Antipodenzellen Embryonen. Es ist nun allerdings noch nicht sicher, ob wirklich keimfähige Pflänzchen aus diesen Antipodenembryonen hervorgehen können. Nach Hegelmaier entwickeln sich die Antipodenkeime niemals sehr weit, während Tretjakow angibt, solche in schon sehr weit vorgeschrittenem Stadium gesehen zu haben. Solange keine eingehende zytologische Untersuchung vorliegt, kann man nur mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich gegangen ist, daß also eine Reduktionsteilung stattfand und die Antipoden daher haploidchromosomig sind. Es lägen hier dann also wenigstens die Anfänge zu einer generativ-apogamen Entwicklung vor.

Endlich wurde auch das Vorkommen von Synergidenembryonen bei *Allium odorum* beschrieben, das wohl auf Befruchtung der Synergiden zurückzuführen sein dürfte. Von Hegelmaier werden auch ständige Adventivvorkeime bei etwa einem Viertel der untersuchten Samen beschrieben. Sie bilden sich in gleichmäßiger Entfernung von Eiapparat und Antipoden auf der konvexen Seite der stark kampylotropen Samenanlage aus den äußersten Schichten des Integumentes. Da die inneren Schichten des Integumentes und das Nuzellargewebe längst verdrängt worden sind, wachsen sie in den Embryosack hinein.

Schürhoff (1923) stellte Reduktionsteilung fest, beobachtete mehrmals Befruchtung, die sämtlichen Adventivembryonen auch an der Chalaza haben die diploide Chromosomenzahl. Er tritt dafür ein, daß die Embryonen am Antipodenende nicht aus den Antipoden hervorgehen. Die Haploidzahl ist 8.

Haberlandt (1922 und 1923) ist der Meinung, daß sich die Embryonen ohne Befruchtung entwickeln können, ferner daß aus Antipoden Embryonen entstehen, und endlich gibt er Synergidenbefruchtung an. Außerdem beobachtete er mehrmals normale Befruchtung und zählte in den Embryonen die Diploidzahl.

Die widersprechenden Ergebnisse zwischen den Angaben Haberlandts und Schürhoffs bewogen Modilewski (1925) zu einer Nachuntersuchung. Er nimmt die Entstehung von Embryonen aus haploiden Antipoden an, dagegen gibt er die Haploidzahl zu 16, die Diploidzahl zu 32 an. Möglicherweise handelt es sich um verschiedenchromosomige Rassen, worauf besonders Haberlandt (1926) hinweist. Während aber Haberlandt und Schürhoff für die Ei- und ebenfalls die Antipoden(?)-Embryonen die Diploidzahl 16 feststellten, sind nach Modilewski die Eiembryonen diploid, die Antipodenembryonen aber haploid. Es sei noch darauf hingewiesen, daß schon Jurányi (1882) die Kernteilung in den Pollenmutterzellen untersuchte. Seine Abbildungen (besonders 99, 101, 105) zeigen deutlich acht Gemini, auch die anderen Abbildungen zeigen, daß seine Haploidzahl nicht größer als acht war. Wir sehen also, daß die bisherigen Untersuchungen keine Klarheit über die Chromosomenzahl der Antipodenkeimlinge gebracht hat, wenn man im Gegensatz zu Schürhoff solche annimmt. Und so dürfte auch jetzt noch gelten, was Strasburger (1905) aussprach: „Daher auch jene Angaben, die über

Keimbildung aus Synergiden und Gegenfüßlerinnen, ohne vorausgegangene Aufnahme eines Kerns in sie, berichten, einer erneuten Untersuchung bedürfen."

Brodiaea (= *Triteleia*) spec. besitzt nach Müller (1912) 10—12 diploide Chromosomen.

Nothoscordum fragans. Von Strasburger (1878) wurde Polyembryonie durch Nuzellarsprossung festgestellt. Zur Entwicklung der Adventivembryonen ist Bestäubung der Blüten notwendig. Die Entwicklung der Embryonen ist nach Bally (1916) nicht von der Bestäubung abhängig. Meist ist ein echtes Endosperm nicht vorhanden. Statt dessen wuchert das Nuzellusgewebe in den Embryosack hinein.

Clintonia borealis. Die Entwicklung des Embryosackes von *Clintonia borealis* wird von Smith (1911) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet durch zwei Teilungen vier Kerne, die nicht durch eine Zellmembran getrennt werden, drei von diesen Kernen degenerieren, der vierte bildet durch zweimalige Teilung vier Kerne, die eine Eizelle, zwei Synergiden und einen haploiden Polkern bilden.

Die haploide Chromosomenzahl ist wahrscheinlich zwölf.

Smith hält die zuerst gebildeten vier Kerne für die Makrosporenkerne; die Bildung der Makrosporen unterscheidet sich vom Normaltypus nur durch das Fehlen der Zellwände und die früher auftretende Degeneration der sterilen Makrosporen. Noch im reifen Embryosack sind gewöhnlich die Überreste der drei degenerierten Kerne zu finden.

Hervorzuheben ist die fast regelmäßige Sterilität der *Clintonia*-Blüten, trotz normaler Entwicklung des Pollens.

Lilium. Die haploide Chromosomenzahl ist zwölf. Die Embryosackmutterzelle entwickelt sich direkt zum Embryosack. Die chalazalen Teilungen im Embryosack zeigen häufig erhöhte Chromosomenzahlen. Die Antipoden werden meistens nicht mehr normal ausgebildet.

L. candidum. Belajeff (1894) beschreibt die Teilung der Pollenmutterzelle, ebenfalls Mottier (1897). Strasburger (1882) gibt die Zahl der Haploidchromosomen mit zwölf an.

Bernard (1900) beschreibt die Teilungen im Embryosack mit besonderer Berücksichtigung der Zentrosomenfrage. Er glaubt zentrosomenartige Körper gefunden zu haben, jedoch weniger ausgeprägt, als sie von Guignard bei *L. Martagon* beschrieben sind. In einem Falle beobachtete er zwei Embryosäcke in einer Samenanlage. Koernicke (1906) weist nach, daß die von Bernard geschilderten Gebilde wahrscheinlich extranukleare Nukleolen oder Stoffwechselprodukte der Zelle sind.

Die Embryosackmutterzelle wird direkt zur Embryosackzelle. Die Chalazakerne zeigen nach Mottier (1897) ein Überwiegen an Chromosomen über die Mikropylkerne, wie dies für *L. Martagon* nachgewiesen ist.

Nach West und Lechmere (1915) findet während der Synapsis der Pollenmutterzelle eine Ausstoßung des Chromatins in das Plasma der umliegenden Zellen statt. Das Kernkörperchen nimmt an dieser Abgabe keinen Anteil.

Herrig (1922) studierte die Teilung des primären Pollenkerns und der generativen Zelle. Bei der Teilung des Pollenkerns werden oft Kleinkerne abgeschnürt. Die Teilungsprodukte der generativen Zelle können eine zweikernige Spermazelle, zwei Spermazellen oder zwei nackte Spermakerne darstellen.

Die heterotypische Spindel der Pollenmutterzelle von *L. candidum* wird von Strasburger und Mottier (1897) beschrieben.

L. croceum. Über die Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbeleg berichtet Strasburger (1884). Er gibt 1882 bereits zwölf haploide Chromosomen an.

L. longiflorum. Koernicke (1906) beschreibt die Teilungsstadien in den Pollenmutterzellen und weist besonders die Angaben von Yamanouchi (1901) über das Vorkommen von Zentrosomen zurück.

Die Entwicklung des Pollens und Embryosacks von *L. longiflorum* beschreibt Dixon (1895). Hervorzuheben sind die Zytoplasmastrahlungen, die auch bei *L. Martagon* beobachtet wurden, ferner die erhöhte Chromosomenzahl der Chalazakerne und endlich der Zerfall der Polkerne in zahlreiche kleine Kerne bei ausgebliebener Befruchtung.

Yamanouchi (1901) fand 12 haploide Chromosomen. Dixon (1895) fand bei Kernteilungen am Vegetationspunkte von *L. longiflorum* die Chromosomenzahl 16 oder 24, aber auch die dazwischenliegenden Zahlen 18, 20 und 22; bei den Reduktionsteilungen der Pollenmutterzellen und im Embryosacke die gleiche Variation von 8, 10 und 12 Chromosomen.

Ferguson (1907) fand in einer Samenanlage zwei nebeneinanderliegende Embryosackmutterzellen, die nicht aus derselben Primordialzelle entstanden sein konnten, da sie durch somatische Zellen voneinander getrennt waren. Derartige Verhältnisse findet man häufig bei Gymnospermen und Dikotylen, aber nur sehr selten bei Monokotylen.

L. speciosum. Der Embryosack im Stadium der Befruchtung wird von Koernicke (1906) abgebildet; man sieht den einen Spermakern in Kopulation mit dem Eikern und den zweiten Spermakern auf dem Wege zu dem oberen Polkern. Die Antipoden sind bereits in Degeneration. Die Haploidzahl beträgt nach Grégoire (1912) 12.

L. superbum L. Guignard (1884) gibt als Haploidchromosomenzahl 12 an. Chipman (1925) untersuchte das Synapsisstadium.

L. chalcedonicum. Guignard (1884) zählte 12 haploide Chromosomen.

L. bulbiferum. Strasburger (1888) gibt 12 haploide Chromosomen an. Bemerkenswert ist, daß die Makrosporenmutterzelle direkt zur Makrospore wird (Treub und Mellink 1880).

L. philadelphicum besitzt nach den Untersuchungen von Coulter, Chamberlain und Schaffner (1897) 12 haploide Chromosomen. Die Archesporzelle entwickelt sich, ohne eine Tapetenzelle abzuscheiden, direkt zum Embryosack. Bei den Teilungen im Embryosack wird in der Äquatorialplatte eine Verdickung der Spindelfasern (auch bei der letzten Teilung der vier Kerne) vorgenommen, woraus zu schließen sei, daß der Embryosackinhalt von einem zelligen Gewebe sich ableite. Auch bei dieser *Lilie* gibt es Blüten, die in den beiden Enden ihrer Embryosäcke gleiche und solche, die verschiedene Chromosomenzahlen führen, so gibt Coulter an, daß die Mikropylarspindel die reduzierte Chromosomenzahl führt, was auch durch Abbildungen belegt wird, während die Schaffnerschen Bilder ein völlig übereinstimmendes Verhalten der Teilungsfiguren in den beiden Embryosäcken aufweisen. Bei der Teilung des Pollenkerns beobachtete Chamberlain (1897) verschiedene Unregelmäßigkeiten, die zur Bildung einer größeren Anzahl von Kernen führten. Wahrscheinlich werden diese Kerne, wie in andern Fällen, durch bei der Teilung zurückgebliebene Chromosomen gebildet.

L. tigrinum. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *L. tigrinum* wird von Schaffner (1906) beschrieben. Nach den Angaben von Coulter, Chamberlain und Schaffner (1897) finden sich 12 haploide Chromosomen. Chamberlain (1897) berichtet über Amitosen der generativen Kerne und der vegetativen Kerne des Pollenschlauches. In den Antheren wurden zahlreiche Pollenkörner gesehen, die zwei und selbst mehr sowohl generative als auch vegetative Kerne führten.

Die gleichen Amitosen gibt Chamberlain (1897) auch für *L. auratum* an. In zwei Fällen war eine zweite generative Teilung auf die erste gefolgt und hatte drei generativen Zellen den Ursprung gegeben.

Es dürfte sich bei der Vermehrung des vegetativen Kerns um Karyomerenbildung handeln (s. *Hemerocallis fulva*), da niemals eine mitotische Teilung dieser Kerne beobachtet wurde, die amitotischen Bilder dürften infolgedessen Verschmelzungsstadien vorstellen. Eine gelegentlich abgegebene kleine Zelle erklärt Chamberlain als Prothalliumzelle (?).

L. auratum. Die Befruchtungserscheinungen wurden von Blackman und Welsford (1913) eingehend beschrieben. Es wird den Spermakernen Eigenbewegung zugeschrieben. Die „X-Körper" von Nawaschin sind nach Welsford (1914) das degenerierende Zytoplasma der männlichen Zelle.

L. canadense. Allen (1905) gibt 12 haploide Chromosomen an.

L. umbellatum. Die Teilungen der Pollenmutterzelle werden von Mottier (1897) beschrieben.

L. Martagon ist das klassische Objekt der zytologischen Forschung geworden. Alle Fragen der allotypischen Teilungen, der Befruchtung, des Verhaltens der Spermakerne, die Zentrosomenangelegenheit, die direkte Umwandlung der Embryosackmutterzelle in die Embryosackzelle, das abnorme Verhalten der Chalazakerne im Embryosack, die unregelmäßigen Teilungen der Antipoden, Synergidenbefruchtung usw. sind vielfach Gegenstand der Untersuchung an diesem Objekt gewesen. Es erscheint daher zweckmäßig, diese Fragen nach ihrem Zusammenhang zu erörtern. Die Haploidzahl ist 12.

Die allotypischen Teilungen:

Sargant (1896) erwähnt, daß sie das Synapsisstadium an lebendem Material von *L. Martagon* beobachtet hat.

Über die Teilungen der Pollenmutterzelle von *L. Martagon*, insbesondere über die Anlage der Spindel und Zellplatte, sowie die Chromatinscheiben auf den Lininfäden berichtet Mottier (1897). Daß die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen ohne Zentrosomen zustande kommt, hatte schon Farmer (1895) nachgewiesen. Von Strasburger und Mottier (1897) wurde festgestellt, daß die Chromosomen für den zweiten Teilungsschritt der Pollenmutterzellen durch Längsspaltung und nicht durch Quersegmentierung entstehen.

Eine ausführliche Arbeit über die Pollenmutterzellen von *L. Martagon, L. speciosum* sowie *L. candidum, L. excelsum, L. croceum* und *Fritillaria imperialis* liegt von Grégoire (1899) vor.

In seiner Veröffentlichung „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Zilienbilder im Pflanzenreich" kommt Strasburger (1900) sehr ausführlich auf die Pollenmutterzellen von *L. Martagon* zurück.

Die Befruchtung:

Die Verschmelzung von Ei- und Spermakern scheint geraume Zeit zu erfordern. Overton (1891) fand noch eine Trennungslinie zwischen den beiden Kernen erkennbar, wenn das Endosperm schon acht Kerne enthielt. Nach Guignard (1890) sollen die beiden Kerne ihre Selbständigkeit bis zur Prophase der ersten Teilung bewahren, so daß man in den noch unverschmolzenen Kernen je zwölf Segmente zählen kann, und daß erst hierauf die beiden Kerne verschmelzen, indem die 24 Chromosomen sich zu einer gemeinsamen Kernplatte einordnen. Zu gleichen Ergebnissen gelangten auch Nothnagel (1918) und Weniger (1918). Guignard schrieb nach seinen Untersuchungen vom Jahre 1899 den beiden spiralig gekrümmten Spermakernen eine Eigenbewegung zu und nannte sie daher „anthérozoïdes". Nach seinen weiteren Studien an *Endymion* (1899) und an den *Tulpen* (1900) gab er diese Ansicht wieder auf.

Das Verhalten der Spermakerne:

Noch innerhalb des Pollenkorns pflegt der generative Kern in die Prophasen seiner Teilung einzutreten. In seltenen Fällen bringt er es in einem Pollenkorn, dessen Keimung aus irgend einem Grunde versagte, bis zum Spindelstadium. Der vegetative Kern des Pollenkorns schreitet nach Strasburger (1908) in solchen Körnern, die aus irgend einem Grunde auf der Narbe keinen Schlauch treiben konnten, gelegentlich zur Amitose.

Im Pollenschlauch werden nach Koernicke (1906) keine generativen Zellen mehr gebildet, seine Teilung führt der generative Zellkern meist schon als freier, von dem Zytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar umgebener Zellkern aus (Strasburger 1884). Nawaschin (1910) glaubt, da in den Pollenschläuchen die achromatische Spindel nur mangelhaft oder gar nicht ausgebildet wird, daß die kinetischen Vorgänge hier durch die Eigenbewegung der Chromosomen vollzogen werden.

Nach Welsford (1914) wandern die wurmförmigen Spermakerne innerhalb ihrer Zellen in den Pollenschlauch hinunter und befreien sich von ihrem Zytoplasma erst bei ihrem Eintritt in den Embryosack. Auch Welsford spricht den Spermakernen frühzeitige Eigenbewegung zu. Die von Nawaschin beschriebenen „X-Körper" sind das degenerierende Zytoplasma der Spermazelle. Die Granulabänder neben dem degenerierenden Zytoplasma können möglicherweise Reste von Blepharoplasten darstellen.

Der Spermakern, der mit den Polkernen verschmilzt, ist nach Blackman und Welsford (1913) stets etwas größer und mehr gedreht als der andere. Schon Guignard (1899) hatte festgestellt, daß zuerst der eine der beiden Spermakerne, gewöhnlich der größere, den beiden Polkernen zuwandert und erst der zweite die Befruchtung des Eies vollzieht.

Die Zentrosomenfrage:

Von Guignard (1891) wurde für alle Entwicklungsstadien der Pollen- wie der Embryosackmutterzellen von *L. Martagon* und ebenfalls bei der Befruchtung das Auftreten von wohlausgebildeten Zentrosomen beschrieben. Seine Abbildungen sind schematisch klar. Anscheinend ist sein Irrtum durch das Auftreten von extranuklearen Nukleolen veranlaßt

worden, wie z. B. schon Farmer (1895) fand, daß die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen von *L. Martagon* ohne Zentrosomen erfolgt, daß sich jedoch zahlreiche extranukleare Nukleolen beobachten ließen, nach denen auch Kinoplasmafasern ausstrahlen konnten.

Gegenüber den positiven Angaben Bernards (1900) über Zentrosomen bei den Teilungen im Embryosack weist Koernicke (1906) nach, daß die Spindeln im Embryosacke der *Liliaceen* fast stets an der Hautschicht des Zytoplasmas befestigt sind, und daß insbesondere bei den Teilungen der generativen Kerne jede Andeutung eines Zentrosoms fehlt.

Die Umwandlung der Embryosackmutterzelle in die Embryosackzelle:

Daß bei *Lilium* die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack auswächst, wurde zuerst von Treub und Mellink (1880) gefunden.

Abnormes Verhalten der Chalazakerne im Embryosack:

Guignard (1885) fand, daß die Anzahl der Chromosomen in den Kernen des Chalazaendes des Embryosackes wesentlich größer ist als in dem oberen Teil. Während er im oberen Teil 12 Chromosomen fand, schätzte er ihre Zahl im unteren Teile auf 16. Diese Angaben wurden von Overton (1891) bestätigt.

Schon 1884 stellte Guignard die Haploidchromosomenzahl zwölf fest. Diese Angabe wurde von vielen Autoren bestätigt.

Im Jahre 1896 bestätigte E. Sargant die Angaben Guignards. Sie fand, daß der untere Embryosackkern sich meist frühzeitig durch besondere Größe auszuzeichnen beginnt; der obere Kern bildet 12, der untere meist nicht weniger als 24 Chromosomen aus. In kurzen Embryosäcken sollen die beiden Kerne öfters gleiche Größe zeigen, die aus ihnen erzeugten Kernpaare auch übereinstimmen, eine Streckung des Embryosackes hierauf erst erfolgen. Daß der untere Kern der Embryosackanlage mehr Chromosomen als der obere ausbildet, wurde weiter auch von Mottier (1898) angegeben. Er zählte in diesem Kern bis ungefähr 30 Chromosomen, fand aber gewöhnlich nur 20 bis 24 vor. Das plötzliche Auftreten der größeren Chromosomenzahl im unteren Embryosackkern möchte Mottier damit in Verbindung bringen, daß dieser Kern größer wird, sein Chromatinfaden sich in zahlreiche Windungen legt, länger ist und wohl daher in eine größere Zahl von Chromosomen zerlegt wird. Strasburger (1908) fand bei seinem Material, daß die ersten Blütenknospen an seinen Pflanzen nur Kerne mit einfacher Chromosomenzahl in ihren Embryosäcken führten, während die späteren Blütenknospen derselben Blütenstände zu den höheren Zahlen aufstiegen. Das Auftreten der größeren Anzahl von Chromosomen ist nach Strasburger darauf zurückzuführen, daß im oberen Kern die zusammengehörenden Chromosomen an ihren Enden verbunden bleiben, sich mit diesen Enden dem Äquator der neuen Spindel zuwenden und dort ein Element in die Kernplatte einfügen, während sie im unteren Kern sich vor dieser Einfügung trennen und somit zwei Elemente für die Kernplatte liefern. Die Doppelchromosomen des oberen Kerns werden hierauf in der Metaphase in ihre Bestandteile so zerlegt, wie es der homöotypische Teilungsvorgang verlangt, und diese bauen die Enkelkerne auf. Anderseits ist festzustellen, daß die getrennt inserierten Einzelchromosomen des unteren Kerns, so als wenn es sich um eine typische

Kernteilung handelte, eine Längsspaltung erfahren haben und ihre Längshälften nunmehr auf die beiden Enkelkerne verteilen. Die Zahl der Chromosomen im unteren Kern ist schwankend, deshalb weil nicht alle von der Reduktionsteilung übernommenen Paare sich in ihre Bestandteile zerlegen und sie gesondert erst in die Kernplatten einfügen. Manche Paare gehen, so wie im oberen Kern, als ein einziges Element in die Kernplattenbildung ein. Das Auftreten von über dreißig Chromosomen dürfte darauf zurückzuführen sein, daß bei besonders kräftiger Ernährung des Chalazakerns wiederholte Längsspaltungen, wenn auch nur einer begrenzten Zahl von Chromosomen, sich einstellen können.

Unregelmäßige Teilungen der Antipoden:

Sargant (1896) beobachtete zuerst im vierkernigen Embryosack, daß der untere Kern keine regelmäßige Teilung mehr eingeht, sondern Übergänge von Mitose zu Amitose bildet. Es waren während der Teilung im Zytoplasma Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernen vorhanden, die jedoch von Sargant als Lininfäden bezeichnet werden, da sie die Teilung dieses Kerns als Amitose auffaßte. Mottier (1898) stellte jedoch fest, daß in diesem Falle von einer Amitose nicht gesprochen werden könne, da eine karyokinetissche Spindel ausgebildet werde; an dieser liege das Chromatin als unregelmäßig verschlungene Fadenmasse. Je ein Teil des Chromatins werde dann nach den Polen befördert, und zwar durchaus nicht in gleicher Menge. Der Vorgang sei deswegen belehrend, weil er es wahrscheinlich mache, daß die Teilung des Chromatins allein durch die Spindelfasern bewirkt wird. Auch Strasburger (1908) tritt dieser Ansicht bei. Je vollkommener die Ausbildung der Spindel gelingt, um so gleichmäßiger wird die Kernsubstanz auf ihre beiden Pole verteilt. In der Mehrzahl der Fälle gelingt auf dem eingeschlagenen Wege die Ausbildung von zwei Kernen nicht. Das an körniger, stark färbbarer Substanz überreiche Gerüstwerk zieht sich dann wohl, seiner ganzen Masse nach, an das eine Ende des faserigen Körpers hin, oder das eine Ende des faserigen Körpers erhält weit mehr Substanz als das andere, oder letztere zieht sich nach der einen Seite des betreffenden Körpers hin. Hierauf schrumpft die Kernsubstanz zu einem bzw., wenn ihre Teilung gelang, zu zwei gleich oder ungleich großen Klumpen zusammen, die sich intensiv färben. In den Fällen, wo dieser Teilungsvorgang besonders gut gelang, kommt es später auch zu einer Ausbildung einer Scheidewand zwischen den beiden Kernmassen, sonst nimmt nur ein Zellraum das untere Embryosackende ein.

Synergidenbefruchtung:

Von Overton (1891) wurde eine Samenknospe mit zwei Embryonen gefunden; daß hier der zweite, etwas schwächere Embryo aus einer Synergide hervorgegangen ist, scheint Overton unzweifelhaft zu sein. Die Nuzelluszellen an der Spitze des Embryosackes besaßen das normale Aussehen und waren an der Ursprungsstelle der beiden Embryonen scharf abgesetzt.

Chromosomenzahl der Endospermkerne:

In den Endospermkernen kommt zum Teil die triploide Chromosomenzahl 36 vor, aber schon Guignard (1890) stellte eine Erhöhung der Chromosomenzahl in den sich teilenden Endospermkernen fest, die auf die Aufnahme eines Polkerns mit doppelter Chromosomenzahl in das

Kopulationsprodukt hinwies. Die Endospermkerne können in solchen Fällen die tetraploide Chromosomenzahl 48 führen. Es dürfte nach Strasburger (1908) nicht überflüssig sein, daß diese Kopulationsvorgänge, die zur Bildung des Endospermkerns führen, von der Chromosomenzahl nicht beeinflußt werden, während ein apogames mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattetes Ei sich bereits weigert, einen Spermakern aufzunehmen. Anderseits bewirkt die Herstellung einer triploiden Chromosomenzahl auch noch nicht die sofortige und selbständige Entwicklung des Endosperms.

Amitosen in den Griffelkanalzellen:

Endlich ist noch hervorzuheben, daß nach Strasburger (1908) die Kerne der den Griffelkanal auskleidenden inhaltsreichen Tapetenzellen Amitosen ausführen. Nach Schürhoff (1918) kommen in diesen Tapetenzellen meist zwei Kerne vor, die auf amitotische Weise entstanden sind. Die Zweikernigkeit dürfte ebenso, wie die der Drüsenzellen am Griffelkanal von *Sambucus* ein Ausdruck der sekretorischen Tätigkeit der Epithelzellen sein. Bei *Lilium candidum* konnten zweikernige Zellen in den Tapetenzellen des Griffelkanals nicht beobachtet werden.

Zytoplasmastrukturen im Embryosack:

Wiederholt sind die Strukturänderungen beschrieben worden, welche das Zytoplasma der Embryosackanlage von *Lilium Martagon* und auch anderer *Lilien* auf jungen Entwicklungszuständen durchzumachen pflegt. Neben der, wie gewöhnlich, netzwabigen Struktur kann man nach Mottier (1898) alsdann dicke Stränge oder Fäden bemerken. Sie stellen eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns dar; manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor oder sie laufen auch wohl vom Kern in einer oder mehreren Richtungen strahlig nach außen. Auch kommt es vor, daß einige dieser Stränge oder Fäden den Kern umstrahlen, während andere im unteren Ende der Zelle zu einer besonderen Gruppe vereinigt sind. Es lassen sich weiter Fälle beobachten, in welchen der größere Teil des Zytoplasma von ähnlichen, relativ dicken Fäden, welche parallel der Längsachse der Zelle verlaufen, aufgebaut ist. Auf einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium beginnt diese zytoplasmatische Differenzierung zu schwinden, und erst zur Zeit, wo die Spindel erzeugt werden soll, treten neue faserige Strahlungen um den Kern auf. Ähnliche Erscheinungen hatte vor Mottier (1898) bereits Dixon (1895) in den Embryosackmutterzellen von *Lilien* beobachtet, und später befaßten sich M. und P. Bouin (1898) mit deren Auftreten bei *Lilium*, *Tulipa* und *Fritillaria*. Diese fanden, daß diese Gebilde mit Energie basische Farbstoffe festhalten, welche sich elektiv auch auf dem Chromatin des Kerns fixieren, so z. B. Safranin, Gentianaviolett und besonders Eisenhämatoxylin. Es handelt sich in diesen Fällen, wie Strasburger (1908) nachwies, nicht um ein besonderes System von in das wabig-netzartige Gerüstwerk des Zytoplasma eingefügten Fibrillen, sondern um eine Streckung dieses Gerüstwerkes selbst zu solchen Fibrillen. Da hierbei „extranukleare Nukleolen" fehlen, so glaubt Strasburger, daß diese Fibrillen aus dieser Substanz gebildet seien.

Fritillaria Meleagris. Belajeff (1894) beschreibt die Teilung in der Pollenmutterzelle. Friemann (1910) berichtet über die Einwanderung

der generativen Zelle in die vegetative des Pollenkorns. Nach Guignard (1891) besitzt *Fr. Meleagris* 12 haploide Chromosomen.

Fr. pudica. Die Befruchtung wird von Sax (1916) beschrieben. Im reifen Embryosack kann die Eizelle nicht von den Synergiden unterschieden werden. Der Pollenschlauch windet sich vor seinem Eintritt in den Embryosack um den Nuzellus; zu dieser Zeit sind alle Zellen des Embryosackes noch intakt. Der Pollenschlauch dringt in eine Synergide ein und zerstört sie. Eikern und Spermakern verschmelzen völlig miteinander vor der Teilung. Der obere Polkern wandert in Kontakt mit dem zweiten Spermakern zu dem unteren Polkern, wahrscheinlich infolge von Plasmaströmung. Alle drei Kerne verschmelzen völlig miteinander und die darauffolgende Kernteilung ist normal. Die beiden rotgefärbten X-Körper von Nawaschin, die nach der Entlassung der generativen Kerne im Pollenschlauch verblieben, sind sehr wahrscheinlich Kerne. Sie entsprechen wahrscheinlich zwei vegetativen Kernen des Pollenschlauches oder dem vegetativen Kern des Pollenschlauches und dem einen Synergidenkern. Die Haploidzahl ist 12.

Fr. imperialis. Die Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbeleg von *Fr. imperialis* werden von Strasburger (1884) beschrieben. Die haploide Chromosomenzahl wird von Strasburger (1888) mit 12 angegeben. Bei *Fr. imperialis* und *Fr. tenella* entwickelt sich die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackzelle.

Von van Wisselingh (1899) wurden die Kerne im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria* mit Hilfe der Chromsäuremethode untersucht. Aus Samenknospen, die mit einer starken Flemmingschen Lösung fixiert worden waren, wurden Stückchen von dem wandständigen Protoplasma des Embryosackes abgelöst. Kleine Stückchen mit einer Anzahl Kerne wurden in einen Tropfen Chromsäure von 50 % gebracht. Verschiedene Bestandteile des Kerns lösen sich darin allmählich auf. Das Gerüst leistet am längsten Widerstand und bleibt zuletzt allein übrig. Als Resultat seiner Untersuchungen gibt er an, daß das Gerüst aus kleinen Körperchen, Klümpchen und Körnern besteht, welche alle durch sehr dünne Fädchen miteinander verbunden sind. Die genannten Körperchen und Fädchen seien gleicher Natur; es bestehe kein hinreichender Grund, um zwei aus verschiedener Substanz gebildete Bestandteile bei dem Kerngerüst zu unterscheiden.

Nach den Untersuchungen von Sijpkens (1905) an *Fr. imperialis* besitzt das Gerüst des ruhenden Kerns eine homogene Zusammensetzung. Die Spindel entsteht innerhalb des Kernraumes aus Protoplasma, das nach Auflösung der Wand in den Kernraum eingedrungen ist.

Die Zytoplasmastränge in der Embryosackmutterzelle werden von M. und P. Bouin (1898) beschrieben. Später (1925) beschreibt er die Telophase der ersten Teilung im Embryosack.

Lenoir (1922, 1923, 1924, 1925) gibt an, daß die Nukleolen zum Aufbau der Chromosomen verwendet werden und daß das Nukleolin die Grundsubstanz sei, von der sich das Chromatin ableite. Die Substanz der Nukleolen gehe bei der homöotypischen Teilung ohne deutliche Modifikation durch eine Art Aufsaugung in das Fadennetzwerk über. In der Anaphase sollen bei den Chromosomen zwei Chromatinbestandteile deutlich werden, das Nukleolin (inneres Nukleochromatin) und das Retikulin (äußeres Retikulochromatin).

Von Saame (1906) werden eigenartige Kernverschmelzungen bei einigen Embryosackwandbelegen beschrieben; wobei die Kerne amöboide Fortsätze vor der Verschmelzung zeigen. Auffallend waren insbesondere noch Kerne mit „intranuklearer Zentralspindel" (?)

Dixon (1895) beschreibt abnorme Kernteilungen im Endosperm von *Fr. imperialis*. Es fanden sich hier sowohl Riesenkerne, die sich gleichzeitig in mehrere Tochterkerne teilten und Karyomerenbildung aufwiesen, als auch alle Übergänge von normalen Mitosen zu Amitosen. Insbesondere traten auch häufig tripolare Karyokinesen auf, wie sie Strasburger z. B. bei *Reseda* beschrieben hat. Bemerkenswert ist das ständige Auftreten von Spindelfasern, die Schürhoff bei seinen Amitosen im Endosperm von *Ranunculus acer* nicht beobachten konnte.

Fr. messanensis. Von Lechmere (1910) wurde das Vorkommen von zwei nebeneinander liegenden Embryosackmutterzellen beschrieben.

Fr. persica. Die Teilung der Pollenmutterzellen wurde von Strasburger (1884) und Strasburger und Mottier (1897) untersucht. Strasburger (1882) gibt bereits 12 haploide Chromosomen an.

Erythronium americanum. Nach Jeffrey (1895) kommt häufig Polyembryonie vor, und zwar kommt diese zustande durch Teilung des Scheitels des auf normale Weise entstandenen Embryo. Im reifen Samen bleibt aber meist nur ein Embryo erhalten.

Schaffner (1901) gibt 12 haploide Chromosomen an und beschreibt insbesondere das Vorkommen von Zentrosomen für generative wie für vegetative Kerne. Nach Text und Abbildungen muß es jedoch nach Körnicke (1904) als unwahrscheinlich gelten, daß es sich bei den von ihm geschilderten Gebilden um Zentrosomen handelt. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zur Embryosackzelle.

E. albidum. Die Embryosackentwicklung findet nach dem *Lilium*-Typus statt (Schaffner 1901). Es kann in gleicher Weise wie bei *E. americanum* Polyembryonie auftreten, da die Zellen der Embryosackanlage und des Suspensors oft das Bestreben haben, neue Wachstumsscheitel zu bilden.

Tulipa Gesneriana. Es finden sich nach Elfving (1878) ausnahmsweise zwei generative Kerne im Pollenkorn.

Von Treub und Mellink (1880) wurde gefunden, daß die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack auswächst.

Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Ernst (1901) und Schniewind-Thies (1901) 12.

Im Synapsisstadium ist zuweilen der junge Embryosack ganz von dichtem körnigen kinoplasmatischen Faserwerk erfüllt, wie dies auch für *Lilium Martagon* beschrieben ist.

Die Chalazakerne im Embryosack haben nach Ernst (1901) ein wesentlich größeres Volumen als die Mikropylarkerne und besitzen anscheinend auch eine größere Anzahl von Chromosomen, so daß wir hier die gleichen Verhältnisse wie bei *Lil. Martagon* vorfinden.

Schon die Abb. 12 bei Treub und Mellink (1880) zeigt, daß die Spindel im chalazalen Teile doppelt so breit ist und die doppelte Anzahl Chromosomen aufzuweisen hat als die Spindel an der Mikropyle.

Bei der zweiten Teilung im Embryosack bildet sich im oberen Teile des Embryosackes eine kleine, am unteren eine ungewöhnlich große diarch multipolare Spindel aus. In den kleinen oberen Spindeln wurden von

Schniewind-Thies (1901) 12 Chromosomen gezählt, in den riesigen Spindeln am Chalazaende 15, 16 und 21.

Der untere Kern der Embryosackanlage verhält sich nach Strasburger (1908) genau so wie jener der *Lilien*. Es stellt sich in ihm die gleiche Vermehrung der Chromosomen ein und sie hat die nämlichen Ursachen. Im reifen Embryosack haben sich weder um den Eikern, noch um die Synergidenkerne deutlich wahrnehmbare Plasmahäute gebildet. In den Stadien jedoch, wo die Verschmelzung von Ei- und Spermakern sich vollzieht, ist um die Kerne eine deutlich umgrenzte Plasmamasse zu finden. Um die Antipodenkerne findet ebenfalls nie Zellbildung statt; bei der Reife sind sie meistens durch Fragmentation in viele unregelmäßige Stücke zerfallen oder liegen zusammengeballt im untersten Teile des Embryosackes.

Die ersten Teilungen der befruchteten Eizelle führen zur Bildung eines unregelmäßigen, aus großen plasma- und kernreichen Zellen zusammengesetzten Körpers. Dieser bildet am Scheitel einen oder mehrere Vorkeime, so daß hier also in gleicher Weise wie bei *Erythronium* Polyembryonie vorliegt. Von den Vorkeimen entwickelt sich aber nur einer zum Embryo. Bei der Bildung der Zellmembranen im protoplasmatischen Wandbeleg kommen meist zwei bis vier Kerne in dieselbe Zelle zu liegen. Diese verschmelzen schließlich zu einem großen Kern.

T. celsiana und *T. silvestris*. Die Embryosackmutterzelle wird nach Guignard (1900) direkt zur Embryosackanlage. Nach der dritten Kernteilung im Embryosack bilden die Kerne nicht zwei Vierergruppen, sondern sind unregelmäßig in dem Plasma über der am Chalzaende liegenden Vakuole verteilt. Von den acht Kernen differenzieren sich nur drei, während die fünf anderen lange Zeit im Knäuelstadium verharren. Die zwei dem Scheitel des Embryosackes zunächst gelegenen Kerne bleiben kleiner als die andern und sind stärker färbbar; ihr späteres Verhalten charakterisiert sie als Synergidenkerne. Ein dritter Kern ist ebenfalls etwas kleiner als die fünf im Ruhezustand verharrenden; er wandert gegen die Vakuole hin und bildet den Basalkern, dem später die Funktion des unteren Polkerns zukommt. Zu keiner Zeit bilden sich um die Kerne wirkliche Membranen. Selbst unmittelbar vor der Befruchtung sind unter den fünf größeren Kernen Eikern und oberer Polkern nicht zu erkennen. Wenn der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt, verschmilzt einer der fünf Kerne als oberer Polkern mit dem Basalkern, und zwar vor der Vereinigung mit einem Spermakern. Die Haploidzahl beträgt bei beiden Arten 12.

Über die Zytoplasmastränge in der Embryosackmutterzelle von *Tulipa* berichten M. und P. Bouin (1898).

Galtonia candicans besitzt nach Schniewind-Thies (1901) acht haploide Chromosomen. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen. Doch kommen ausnahmsweise auch Kernteilungen in den Tochterzellen vor, bei welchen die Ausbildung einer Zellmembran unterbleibt. Jede der Tetraden kann sich zum Embryosack ausbilden; häufig stehen zwei dieser Zellen längere Zeit hindurch miteinander in Wettstreit.

Über die Reduktionsteilung von *G. candicans* schrieb Strasburger (1904) und kam zu dem Ergebnis, daß die univalenten Chromosomen sich „end to end“ im Spirem verbinden, wie dies von Farmer und Moore vorher beschrieben war. Im folgenden Jahre (1905) änderte Strasburger seine Meinung und nahm an, daß die univalenten

Chromosomen sich der Länge nach verbänden (Parasynapsis). Seine Angabe, daß die Kerne der Gonotokonten sechs Chromosomen führe, berichtigt er (1905) dahin, daß *Galtonia* sechs größere und zwei kleinere Chromosomen besitze. Miyake (1905) trat gleichfalls für die Parasynapsis ein und beschreibt im besonderen auch die Verkettungen der Chromosomen, die durch spätere Vereinigung der Enden der Chromosomen entstehen.

Farmer und Digby (1910) treten nach ihren Untersuchungen an den somatischen und heterotypen Mitosen von *G. candicans* für eine Spaltung der Chromosomen in der voraufgehenden Telophase ein.

Strasburger (1911) fand, daß in dem protoplasmatischen Wandbelag der Embryosäcke von *G. candicans* die gleich großen Chromosomen nur in Paaren, nicht zu dreien angeordnet waren. Er erklärt dies damit, daß durch paarweise Gruppierung der Chromosomen jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, gesättigt sind.

Die 16 diploiden Chromosomen sind von ungleicher Größe, und zwar findet Müller (1911) vier größte Paare, zwei mittelgroße und zwei kleinere Paare, deren Länge sich wie 7:3:1,5 verhält, bei reichlich 1 μ Breite.

Nach Nawaschin (1912) bildet *G. candicans* zwei Rassen, die sich durch ihre Chromosomen unterscheiden, und zwar besitzt *Galtonia* zwei ungleich große Idiochromosomen. *Galtonia* verhält sich also ebenso wie die „Geschlechtsrassen" im Tierreich, und zwar wie der Typus *Lygaeus*. Diese Angaben werden jedoch von Newton (1924) bestritten.

Digby (1909) machte bei Untersuchungen über die Reduktionsteilungen in den Pollen- und den Embryosackmutterzellen die Wahrnehmung, daß während der präsynaptischen und synaptischen Stadien sehr häufig eine Ausstoßung chromatischer Substanz aus dem Kerne stattfindet und die ausgestoßenen Klumpen aus dem umgebenden Zytoplasma häufig durch die Membran in die benachbarte Zelle auswandern. Bei der Trennung der Pollenmutterzellen bleiben die Chromatinkörper in der äußersten Ecke der Zelle, in die sie eingedrungen sind, liegen, die Verbindungsfäden reichen durch den Zwischenraum bis zum Kern der Mutterzelle. Bei Beendigung der Synapsis reißen diese Fäden und die Chromatinkörper lösen sich auf.

Die Chromatinkörper, welche als Knospen aus dem Nukleolus entstehen, färben sich anfangs mit sauren Farbstoffen, sobald sie aber ins Zytoplasma gelangen, färben sie sich wie die Chromosomen.

Newton (1924) untersuchte die somatische Teilung von *G. candicans* Dcne. und *G. princeps* Dcne. Er fand bei beiden Pflanzen 8 Chromosomenpaare, 4 lange, 2 mittlere und 2 sehr kurze. Die Kernelemente von *G. princeps* sind etwas größer als die von *G. candicans*. Jedes Chromosom besitzt an einem Ende eine Einschnürung, die ein kleines Trabantenchromosom bildet, welches bei der Teilung dem Spindelpol am nächsten ist. An dieser Umschnürung wird das Chromosom von der Spindelfaser erfaßt. Daraus geht hervor, daß die Struktur des Chromosoms seine Beziehung zur Spindel bestimmt. Die Einschnürung ist am besten in früher Anaphase zu sehen.

Newton ist der Ansicht, daß Einschnürungen und Trabanten der Ausdruck einer Verschiedenheit in der Art der Anziehung benachbarter Struktureinheiten des Chromosoms sind.

Tricyrtis hirta. Die Entwicklungsgeschichte wurde von Ikeda (1902) untersucht. Von den vier Makrosporen entwickelt sich die innerste

zum normalen Embryosack. Die Polkerne verschmelzen frühzeitig. Zwischen dem Antipodenende des Embryosackes und der Chalaza bildet sich ein Zuleitungsgewebe aus, das starke Reaktion auf Zucker gibt.

Die drei Antipodenkerne vermehren ihre chromatischen Bestandteile, was mit der ernährungsphysiologischen Tätigkeit zusammenhängt. Die Antipoden bilden nach Ikeda das Zentrum der Aufnahme, Assimilation und der Fortschaffung der Nahrungsstoffe für den Embryosack.

Bei der Endospermbildung nehmen die Kerne infolge amöboider Bewegung oft pseudoamitotische Formen an, die Kernteilung erfolgt jedoch stets durch Mitose. Die Formänderung dürfte zwecks Vergrößerung der Oberfläche zur besseren Ernährung vorgenommen werden.

Baranov (1925) untersuchte das Verhalten des Nukleolus während der Reduktionsteilung und fand in der frühen Prophase zwei kugelförmige Nukleolen, in der Synapsis nur einen, im Strepsinema wieder zwei, einen kugelförmigen und einen linsenförmigen. Der letztere wird zuerst vakuolisiert und dann an der Stelle der großen Vakuole eingeschnürt. Bemerkenswert ist, daß in der Diakinese ein Chromosomenpaar an einem Nukleolus anliegt und an der Berührungsstelle ein „schwarzer" Fleck gebildet wird.

Albuca fastigiata besitzt nach Müller (1911) in der diploiden Generation 18 fast gleich große Chromosomen und 36 kleinere.

Scilla hyacinthoides var. *coerulea.* Mac Kenney (1898) stellte 8 Haploidchromosomen fest. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in zwei Tochterzellen. Nur die obere der beiden Tochterzellen wird zum Embryosack. In der unteren Zelle teilt sich der Kern zweimal und erzeugt vier Kerne, ohne daß die Kernteilung von einer Zellteilung begleitet wäre. Dieser vierkernige Embryosack degeneriert zur Zeit der Befruchtung.

Sc. campanulata (= *hispanica*). Die Entwicklung verläuft nach Mac Kenney (1898) in gleicher Weise wie bei *Sc. hyacinthoides*. Die Haploidzahl ist ebenfalls 8.

Sc. nutans. Strasburger (1884) beobachtete einigemal die Wiederholung einer Zweiteilung der generativen Kerne im Pollenschlauch, so daß dieser vier statt zwei generative Kerne führte.

Sc. non scripta. Overton (1893) sowie Granier und Boule (1911) geben 8 haploide Chromosomen an.

Sc. bifolia. Müller (1912) stellte 20 diploide Chromosomen fest.

Sc. sibirica. Schniewind-Thies (1901) fand 8 haploide Chromosomen. Die Embryosackmutterzelle bildet nur zwei Tochterzellen. In beiden Zellen erfolgt eine Kernteilung ohne Zellteilung, so daß beide Zellen zweikernig werden. Jede kann sich unter Verdrängung der anderen weiter entwickeln. Gelegentlich kann auch die Zellwandbildung bei der ersten Teilung unterbleiben, dann wird die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack. Zur Zeit der letzten Teilung im Embryosack erfahren auch die beiden Kerne der basalen, klein gebliebenen sterilen Tochterzelle eine nochmalige Teilung, so daß diese vierkernig wird. Wenn das Ei des fertilen Embryosackes reif ist, geht die sterile Embryosackmutterzelle zugrunde. Die Chromosomen zeigen bedeutende Größenunterschiede.

In einem gekeimten Pollenkorn wurden ausnahmsweise fünf Kerne beobachtet, was auf nochmalige Teilung der generativen Kerne zurückzuführen sein dürfte.

Sc. maritima. Schniewind-Thies (1901) fand auch eine Verdoppelung der Chromosomen in den chalazalen Kernen des Embryo-

sackes. In den oberen Kernen wurden 7—8, in den unteren 8—16 Chromosomen, in den Kernen der kleinen basalen Zelle ebenfalls 16 Chromosomen gezählt. Der Embryosack befand sich im Vierkernstadium. Besonders wichtig erscheint die Tatsache, daß auch in der basalen Zelle eine Vermehrung der Chromosomen stattgefunden hatte. Dies deutet mit Bestimmtheit auf die Wirkung des Nahrungsstroms aus der Chalaza.

Eucomis punctata. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen wurde von Jurányi (1882) untersucht. Haploidzahl anscheinend (Abb. 132!) 8.

Euc. bicolor. Müller (1911) stellte 30—32 (34?) sehr verschieden große Chromosomen in der diploiden Generation fest.

Ornithogalum spec. Strasburger (1884) fand, daß sich die beiden generativen Kerne im Pollenschlauch nochmals teilten. Ferner beobachtete er (1880) im Endosperm dreipolige Spindeln, wie er sie für *Reseda* näher beschrieb. Endlich gibt er eine Vermehrung der Antipoden als Ausnahmefall an.

O. pyrenaicum. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Himmelbauer (1909) nur zwei Tochterzellen. Die Entwicklung der Embryosackmutterzelle folgt nach Guignard (1882) dem *Scilla*-Typus.

O. Narbonense. Delauney (1925) stellte Trabantenchromosomen fest. Ebenso bei *O. tempskyanum* und *O. oligophyllum.* Bei *O. Narbonense* sind diese Trabanten sehr groß, bei *O. tempskyanum* relativ klein, und bei *O. oligophyllum* nur noch ganz winzig, so daß wir hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Muscari* finden.

Hyacinthus orientalis. Hyde (1908) und Müller (1912) stellten 8 haploide Chromosomen fest. Die Chromosomen sind von ungleicher Größe. Vier sind sehr groß, drei sehr klein und eine von mittlerer Größe. Über die somatischen Teilungen berichtet de Litardière (1913).

Von Němec (1898) wurde beobachtet, daß in petaloiden Antheren eine Seite der Pollenanlagen zu Säcken auswuchs, die sich in ihren Bildungsvorgängen wie Embryosäcke verhielten. Sie waren reich mit Stärke vollgepfropft und bekamen durch wiederholte Mitosen mehrere Kerne, deren Anordnung einige Male genau wie in einem Embryosacke war. Es besteht kein Zweifel, daß sie als Makrosporen aufzufassen waren, die mit den Mikrosporen selbst aus der gleichen Tetrade entstehen konnten. Er gibt ebenfalls die Haploidzahl 8 an.

De Mol (1921) untersuchte eine große Anzahl holländischer *Hyazinthen*-Rassen; er vermutete, da die holländischen Züchter die vegetative Vermehrung künstlich durch Verletzung der alten Zwiebeln anregen, daß hierbei Rassen mit unregelmäßiger Chromosomenzahl entstehen könnten. Doch zeigte sich, daß bei der Sorte *„Grand Maître“* ebenso wie bei den aus ihr hervorgegangenen Knospenmutationen *„Général de Wet“* und *„Grand Maître giganteus“* die Diploidzahl 24 vorhanden war. Bei anderen „diploiden“ Rassen fand sich aber die Zahl 16 (ebenso bei der französischen Form *H. orientalis* var. *albulus* Baker). Bei einer anderen Anzahl fanden sich aber höhere Zahlen wie 19, 20, 24 bis 30, die aber innerhalb einer Rasse konstant waren. Es waren stets kurze, mittlere und lange Chromosomen, oft paarweise geordnet, zu unterscheiden, bei den „diploiden“ Rassen 4 kurze, 4 mittlere, 8 lange, bei denen mit 24:6 kurze, 6 mittlere 12 lange. Er bezeichnet letztere Rassen mit 24 Chromosomen als triploid. Er nimmt auf Grund von Längenmessungen der Chromosomen an, daß die kurzen und mittleren phylogenetisch aus quergeteilten langen entstanden sind. Die

heteroploiden Rassen sind nach seiner Ansicht durch Befruchtung, nicht durch vegetative Vermehrung entstanden.

In einer weiteren Mitteilung (1921) weist de Mol auf die vorzügliche Eignung von *H. orientalis* für zytologische Untersuchungen hin, da diese Pflanze durch die Arbeiten von Strasburger, Zimmermann, Rosen und Miehe zu einem klassischen zytologischen Objekt geworden ist.

Hyacinthus orientalis var. *albulus* wurde von Caruthers (1921) auf das Verhalten in der Synapsis untersucht. Chromosomenzahl 16 diploid. Es werden auch segmentierte Chromosomen beschrieben.

In weiteren Arbeiten zeigt de Mol (1922, 1923), daß durch Außenfaktoren (Verwundungen, Temperatur, Ernährung) neben tauben und tauglichen Pollen auch übernormalgroße Pollenkörner auftreten können. Ein Teil von ihnen besitzt zwei bis acht kugelförmige Kerne, die alle haploid zu sein scheinen, ein Teil aber hat einen vegetativen und einen bis zwei generative Kerne, jedoch von doppelter Größe als bei Haploidie. Er nimmt an, daß die Kerne diploid waren, da auch nach Kreuzung triploide Individuen entstanden.

Agraphis patula. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Treub und Mellink (1880) nur zwei Tochterzellen. Es bildet sich hier jedoch meistens die mikropylare Zelle zum Embryosack aus; die untere Zelle bleibt auf dem Vierkernstadium stehen.

A. campanulata. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Himmelbauer (1909) nur zwei Tochterzellen.

Muscari neglectum. Strasburger (1888) gibt 24 haploide Chromosomen an.

M. tenuiflorum. Nawaschin (1914) stellte das Vorkommen von Trabantenchromosomen fest. *Muscari* ist eine kerndimorphe zwittrige Art, die Geschlechtsrassen bildet mit einem Monosom.

M. botryoides. Müller (1912) fand 36—38 diploide Chromosomen von recht verschiedener Größe.

M. comosum monstrosum. Von Delaunay (1915) wurden verschiedene Arten untersucht, hierunter namentlich eine Reihe von Formen, bei denen ein allmählicher Rückgang von fertilen Blüten stattfindet und die mit der ganz sterilen *M. comosum monstrosum* endigt. Alle Arten zeigten die diploide Chromosomenzahl 18. Nur durch die Beschaffenheit der Kernplatten konnte man die Arten unterscheiden. Die Chromosomenpaare zeigten Rückbildung parallel verlaufend mit dem stetig fortschreitenden Rückgang der Fertilität der Blüten. *M. comosum monstrosum* wies die kürzesten Chromosomen auf. Die anderen besaßen ein Chromosomenpaar mit Satelliten oder ein solches von größerer Länge mit deutlicher Einschnürung oder ein solches von größerer Länge und Breite. Es fand in der untersuchten *Muscari*-Reihe ein Abtrennen und Verschwinden von bestimmten Chromosomenteilen statt. Die Chromosomen mit Trabanten sind dann die Übergänge zwischen den längeren und kürzeren Chromosomen. (Ähnliche Verhältnisse sind übrigens aus dem Tierreich bei *Cyclops* bekannt.)

Delaunay (1923) zeichnet die Kernplatten von *Muscari caucasicum* Baker, *M. tenuiflorum* Tausch., *M. longipes* Boiss., *Bellevalia Wilhelmsii* (Stev.) G. Wor., *B. acutifolia* Boiss. und *B. forniculata* Fomin, sowie einige Schemata, durch welche die Entstehung des für die einzelnen Arten

typischen Chromosomensatzes erklärt wird. Er schlägt für die Bezeichnung einer systematischen Einheit, die karyologisch gleichartige Arten vereinigt, den Terminus „Karyotypus" vor.

Veltheimia sp.? Müller (1912) gibt 20 diploide Chromosomen an. Nach Stiffler (1925) entwickelt sich die innerste Makrospore zum vierkernigen Embryosack.

V. viridifolia Jacq. Taylor (1925) gibt als Haploidzahl 20 an. Vier Chromosomen sind ziemlich groß, die andern 16 sind rundlichoval. In den diploiden Zellen zeigen die Chromosomen vor allem gut Einschnürungen, die bei den kleinen Chromosomen in der Mitte liegen, bei den größeren wird durch die Einschnürung ein kürzerer und ein längerer Arm gebildet.

Chiniodoxa Luciliae besitzt nach Müller (1911) 18 diploide Chromosomen von verschiedener Länge.

Lachenalia. Müller (1912) gibt 18—20 als Diploidchromosomenzahl an.

Hesperaloe Davyi. Die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen wird von Lawson (1903) beschrieben.

Yucca gloriosa. Die Teilung der Pollenmutterzelle wird von Baranetzky (1880) dargestellt. Bonnet (1912) gibt 10 große und mindestens 40 kleine Chromosomen für die diploide Generation an. Nach Guignard (1882) teilt sich die Embryosackmutterzelle in zwei Zellen, die beide zuweilen je zwei Kerne enthalten. Gewöhnlich erfährt nur die eine Tochterzelle eine zweite Teilung und es bilden sich so drei Zellen mit je einem Kern.

Y. recurva. Wóycicki (1911) fand 5 lange Chromosomen und 22 kleine in der haploiden Generation. Mehrere Male wurde in Pollenkörnern außer der vegetativen Zelle und der generativen noch eine weitere Zelle mit großem Kern vorgefunden, die Wóycicki als vegetative Prothalliumzelle glaubt ansprechen zu dürfen. (Aus seiner Abbildung scheint mir aber hervorzugehen, daß es bei *Yucca recurva* gelegentlich zu einer Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn kommt, woraus sich das Vorkommen des dritten Kerns erklären würde.)

Y. filamentosa. Koernicke (1901) wies ungleich große Chromosomen nach. Nach Reed (1903) kann auch eine andere als die chalazale Makrospore zum Embryosack auswachsen. Er selbst fand stets, daß die zweitunterste sich entwickelte. Der Embryosack bildet eine schlauchförmige Verlängerung am chalazalen Ende, wo auch die Kernteilungen erfolgen. Erst im achtkernigen Stadium, wandern die drei Kerne der Mikropyle zu.

Taylor (1925) zählte in der Diploidgeneration 10 große und eine große Zahl kleiner Chromosomen.

Y. aloifolia, guatemalensis und *draconis.* Müller (1910) stellte 10 große und 44—46 kleine Chromosomen für die diploide Generation fest. Fast stets konnte eine paarweise Annäherung je zweier gleich langer Chromosomen beobachtet werden; die Orientierung der Chromosomen war dabei immer parallel, niemals „end to end".

Dasylirion acrotrichum Zucc. hat nach Went und Blaauw (1905) die Diploidzahl 20—24. Obwohl männliche Blüten im Utrechter botanischen Garten nicht vorhanden waren, begannen die Fruchtknoten von 10—40 % der Blüten anzuschwellen. Da auch in den angeschwollenen Fruchtknoten sich je eins der drei Ovula vergrößerte, wurde auf Parthenogenese unter-

sucht. Es ergab sich, daß in drei Ovulis an dem Mikropylende des Embryosackes in Desorganisation begriffene Zellkörper von 20—40 Zellen vorhanden waren, die vielleicht als Embryonen zu deuten sind. Endosperm fand sich in diesen embryoführenden Embryosäcken nicht, dagegen wurde es in zehn anderen Samenanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden; in diesen endospermgefüllten Embryosäcken fehlte jedoch der Embryo. Möglicherweise handelt es sich hier um Ansätze einer Adventivembryobildung. Es war demnach die Bildung eines normalen Endosperms ohne Befruchtung erfolgt. Wünschenswert wäre eine Nachuntersuchung mit Berücksichtigung der Entwicklung des Embryosackes und Prüfung, ob eine Reduktionsteilung stattfindet.

Sanseviera macrophylla Wallr. Tetradenbildung sukzedan (Palm 1920).

Asparagus officinalis. Schürhoff (1916) beschreibt Kernverschmelzungen in der Sproßspitze an der Peripherie der jungen Gefäßbündelanlagen und als Folge hiervon Riesenkerne in Riesenzellen. Diese Zellen degenerieren bald und dienen wahrscheinlich als Material für die Gefäßbündel.

Die eingeschlechtlichen Blüten besitzen nach Lewitzky (1925) rudimentäre Organe des anderen Geschlechts. Die rudimentären Fruchtknoten sind sehr variabel. Die Degeneration der Samenanlagen ist genotypisch bedingt und nur zu einem sehr geringen Teil durch Ernährung beeinflußbar. Die Degeneration beginnt mit den Kernen des inneren Integuments in den ersten Entwicklungsstadien desselben.

Bisexuelle Blüten kommen auch vor, ihre Früchte sind klein, haben nur wenig Samen, die letzteren zeigen eigenartige Öffnungen in der Samenschale, weil ihr äußeres Integument nicht um die ganze Samenanlage gewachsen ist.

Ruscus racemosus. Elfving (1878) gibt dreikernige Pollenkörner an.

Eustrephus latifolius R. Br. Tetradenbildung sukzedan (Palm 1920).

Smilacina bifolia. Von Lawson (1913) werden 14 haploide Chromosomen angegeben.

Sm. stellata. Bei *Smilacina stellata* zählte Mac Allister (1909) 12 haploide Chromosomen.

Die Embryosackentwicklung von *Sm. stellata* folgt nach Mac Allister (1909) dem *Lilium*-Typus. Doch werden zwischen den aus der Embryosackmutterzelle entstandenen Makrosporen zuerst Zellwände angelegt, die dann wieder resorbiert werden; durch eine weitere Teilung werden die acht Embryosackkerne gebildet. Der Verfasser tritt auf Grund dieser Befunde dafür ein, daß die ersten vier Kerne als Makrosporenkerne anzusehen sind. Tatsächlich werden aber keine Zellwände gebildet.

Sm. racemosa. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Mac Allister (1913) vier Makrosporen, jedoch nur zwei Zellen, so daß jede Zelle zwei Kerne enthält, die untere zweikernige Zelle wird wie bei *Paris* und *Trillium* zum Embryosack. Es kommt ferner Adventivembryobildung durch Sprossung des Nuzellusgewebes in der Mikropylgegend vor. Die Haploidzahl ist 24.

Woolery (1915) untersuchte die meiotischen Teilungen in der Pollenmutterzelle.

Sm. amplexicaulis. Die Embryosackentwicklung von *Sm. amplexicaulis* ist gleich der von *Sm. racemosa* (Mac Allister 1914).

Die Entwicklung der Polkappen in der Wurzelspitze von *Smilacina amplexicaulis* wurde von Densmoore (1908) untersucht. Die Polkappen

bestehen aus einem feinen zytoplasmatischen Netzwerk, dessen Querfäden allmählich verschwinden, während sich die Längsfäden verdicken. Häufig werden auch in der Wurzel multipolare Spindelanlagen beobachtet.

Majanthemum bifolium. Die Embryosackentwicklung wird von Jönsson (1881) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in zwei Tochterzellen, deren untere sich weiterentwickelt.

M. canadense. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack (Mac Allister 1914).

Streptopus roseus. Die innere der zweikernigen Tochterzellen der Makrosporenmutterzelle entwickelt sich nach Mac Allister (1914) zum Embryosack. Wenn in dieser Zelle Zellplatten angelegt werden, können beide Makrosporen sich weiterentwickeln.

Convallaria polygonatum. Die Haploidzahl ist nach Cardiff (1906) 7 bis 8. Der Embryosack entwickelt sich nach Mac Allister (1914) aus einer der gebildeten Makrosporen. Auch Jönsson (1881) berichtet über die Embryosackentwicklung dieser Art.

Werden Pollenkörner von *Convallaria polygonatum* in 10%iger Zuckerlösung, die mit Gelatine bis zum Steifwerden versetzt ist, kultiviert, so bleiben sie nach Strasburger (1884) zunächst gesund, treiben aber nicht ihre Schläuche, während der generative Kern, der sich sonst erst weit im Schlauche zu teilen pflegt, diese Teilung schon innerhalb des Pollenkorns vollzieht. Man sieht deutlich, daß der Kern, der sich hier teilt, frei im umgebenden Schlauchplasma liegt und nicht mehr in einer besonderen Zelle eingeschlossen.

C. majalis besitzt nach Strasburger (1888) und Sauer (1910) 16 haploide Chromosomen. Die Chromosomen besitzen verschiedene Größe, aber gleiche Dicke. Gewöhnlich ist ein Chromosom wesentlich länger als die andern.

Die Entwicklung des Pollens von *majalis* wurde von Wiegand (1899) untersucht. Es zeigen sich keine Besonderheiten.

Die Tapetenzellen wurden von Tischler auf die Bildung eines Periplasmodiums untersucht, jedoch fehlt ein echtes Periplasmodium, wie es z. B. bei den *Helobiae* vorkommt, hier vollständig.

Die Embryosackmutterzelle bildet nach Schniewind-Thies (1901) vier Tochterzellen. Bei Treibhausmaterial begegnet man relativ selten normal ausgebildeten Tetraden; häufig folgt der zweiten Kernteilung keine Zellteilung, und man findet dann, wie schon Wiegand (1900) angab, zwei Tochterzellen mit je zwei Kernen.

Die Angabe Wiegands, daß beide Tochterzellen zu dem vierkernigen Embryosack verschmelzen, ist nach Schniewind-Thies (1901) nicht zutreffend.

Polygonatum commutatum. Es werden nach Mac Allister (1914) vier Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum Embryosack wird.

P. multiflorum (= *Convallaria multiflora* L.). Boenicke (1911) zählte 12 haploide Chromosomen. Von Elfving (1878) wurde gelegentlich ein dreikerniges Pollenkorn beobachtet.

Medeola virginica. Die Embryosackmutterzelle wird nach Mac Allister (1914) direkt zum Embryosack. Der basale Kern im vierkernigen Embryosack kann sehr klein sein, so daß häufig im reifen Embryosack ein großer und zwei kleine Antipodenkerne vorhanden sind.

Nach Ishikawa (1916) beträgt die Haploidzahl 7.

Aspidistra (= *Plectogyne*). Die Chromosomen weisen nach Müller (1911) ungewöhnliche Größenunterschiede bei hoher Zahl auf.

Disporum Hookeri Nichols. Die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen wird von Lawson (1903) beschrieben. Nach Lawson (1911) finden sich 5 haploide Chromosomen.

Paris quadrifolia besitzt nach Ernst (1902) 12 Chromosomen in der haploiden Generation. Die Embryosackmutterzelle entsteht am Scheitel des jungen Nuzellus in der subepidermalen Zellschicht und wird durch rasche Teilungen der äußeren Zellschicht in die Mitte des Nuzellus oder sogar auf seinen Grund hinab gelagert. Der homöotypischen Kernteilung folgt nur noch in wenigen, als Rückschläge aufzufassenden Fällen, entweder in der einen oder der anderen der beiden durch die heterotypische Teilung gebildeten Tochterzellen eine neue Zellteilung. Gewöhnlich entwickelt sich die untere der beiden zweikernigen Tochterzellen zum Embryosack; indessen wird gelegentlich auch die obere unter Verdrängung der unteren zum Embryosack. Die Antipoden unterliegen einer offenbar weiter fortschreitenden Degeneration, indem in vielen Fällen die Ausbildung von besonderen Zellen unterbleibt. Eine eigentliche Verschmelzung der Polkerne findet weder vor noch nach dem Eintreffen des Spermakerns statt. Häufig beginnt in jedem Polkern die Bildung eines deutlichen Chromatinfadens schon vor der Vereinigung mit einem Spermakerne, so daß eine Weiterentwicklung auch ohne Vereinigung mit einem solchen wahrscheinlich sein dürfte.

Häufig wurde Karyomerenbildung bei den Teilungen im Embryosack beobachtet. Einzelne ganze Chromosomen oder auch getrennte Tochterchromosomen, bleiben entweder in der Äquatorialebene oder auf dem Wege nach den Polen der Spindelfigur zurück. Sie runden sich gewöhnlich ab und werden nachher innerhalb des Plasmas der ganzen Zelle mit einer kleinen Plasmamenge umgeben, die oft durch eine deutliche Linie vom übrigen Plasma getrennt erscheint. Ähnliche Unregelmäßigkeiten treten schon bei der Teilung des Kerns der Embryosackmutterzelle gelegentlich auf. In vielen Samenknospen sind solche unregelmäßig verlaufende Kernteilungen in der Mehrzahl der Nuzelluszellen erfolgt, so daß in denselben außer dem eigentlichen großen Kern in den Protoplasmasträngen ebenso stark gefärbte, immer auch vollkommen kugelige Kernchen vorhanden sind. Teilungen dieser kleinen Kerne wurden weder in der Embryosackmutterzelle noch in den Nuzelluszellen beobachtet.

Der Kern des befruchteten Eies läßt in den Prophasen der ersten Teilung deutlich erkennen, daß keine Trennung der väterlichen von den mütterlichen Chromosomen mehr vorhanden ist, sondern die einzelnen Chromosomen sind regellos im Kerninnern verteilt.

Die Struktur der Chromosomen und des ruhenden Kerns von *P. quadrifolia* untersuchte Bolles-Lee (1913). Er kommt in der Hauptsache zu dem Schluß, daß die Individualität der Chromosomen stets gewahrt bleibt, daß sich kein zusammenhängender Kernfaden bildet und daß die Längsspaltung der Chromosomen auf einen Alveolisierungsprozeß zurückzuführen ist.

Trillium. Über die Teilungen in der Wurzelspitze von *Trillium grandiflorum* und die Telophase der homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen von *Trillium cernuum* liegen klassische Untersuchungen von Grégoire und Wygaerts (1903) vor, die auf unsere Anschauung über die Telophase der Kernteilung sehr befruchtend gewirkt haben. Zu er-

wähnen ist noch, daß bei *Trillium cernuum* häufig Karyomerenbildung festgestellt wurde.

Atkinson (1899) schildert die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen derselben Pflanzen und gibt als haploide Chromosomenzahl 6 an. Die Chromosomen von *Trillium* sind sehr groß und eignen sich besonders gut für zytologische Studien.

Ernst (1902) beschreibt die Embryosackentwicklung und Befruchtung von *Tr. grandiflorum*, die sich im wesentlichen wie bei *Paris* verhält. Die Archesporzelle wird ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle, während bei *Tr. cernuum* nach Heatley (1916) eine Schichtzelle abgegeben wird. Es bilden sich ebenfalls aus der Embryosackmutterzelle nur zwei Tochterzellen, aber mit je zwei Kernen, von denen sich eine zum Embryosack weiterentwickelt. Gelegentlich kommt auch außer der Befruchtung der Eizelle die Befruchtung einer Synergide vor. In den vegetativen Teilungen wurden als Maximalzahl 12 Chromosomen festgestellt. Diejenige Zahl, die nach 12 am meisten vorkommt, ist 8.

Bei der Telophase der homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen von *Trillium cernuum* wurden von Grégoire und Wygaerts (1903) Karyomeren beschrieben. Von Heatley (1916) wurde die Entwicklung des Embryosackes im Vergleich mit *Tr. grandiflorum* untersucht. Beide Pflanzen stimmen im Entwicklungsgange miteinander völlig überein, nur bilden bei *Tr. cernuum*, die durch die Reduktionsteilung entstandenen Kerne kein ruhendes Netzwerk aus; außerdem wird bei *Tr. cernuum* in den Samenanlagen ein einreihiger Wandbelag gebildet, der bei *Tr. grandiflorum* fehlt.

Tr. recurvatum. Coulter und Chamberlain (1903) stellten 6 haploide Chromosomen fest.

Tr. sessile. Die Embryosackmutterzelle bildet nur zwei Makrosporen; die chalazale bildet den achtkernigen Embryosack. Der Kern der mikropylaren kann sich ebenfalls nochmals teilen, doch findet bei der homöotypischen Teilung keine Wandbildung statt (Spangler 1925).

Smilax sessifolia. Nach Mac Allister (1914) werden vier Makrosporen angelegt, dann lösen sich die Zellwände auf, so daß ein vierkerniger Embryosack entsteht. Also *Lilium*-Typus.

Sm. herbacea besitzt nach Elkins (1914) 12—13 haploide Chromosomen. Elkins berichtet dann über den Verlauf der Synapsis und Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen.

Eine weitere Untersuchung der Pollenentwicklung liegt vor von Humphrey (1914).

Familie Amaryllidaceae.

Die *Amaryllidaceae* haben teils zwei integumentige, teils einintegumentige oder integumentlose Samenanlagen. Während nun die zweiintegumentigen Arten nach dem Normaltypus mit Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle sich entwickeln, zeigen die integumentlosen und einintegumentigen den *Lilium*-Typus (Schlimbach 1924). *Cooperia* macht jedoch hiervon eine Ausnahme.

Das Archespor ist stets einzellig, meistens wird eine Schichtzelle abgegeben, in vielen Fällen aber unterbleibt dies. Der Embryosack ist achtkernig, das Endosperm nuklear.

Bei *Ixiolirion* bildet sich das Endosperm nach dem *Helobiae*-Typus (Basalapparat) ebenfalls bei *Hypoxis*.

In den Antheren werden keine Periplasmodien gebildet, ausgenommen *Curculigo* und *Hypoxis*.

Die Pollenentwicklung folgt dem normalen *Monokotyledonen*-Schema P a l m (1920), ausgenommen *Ixiolirion*. Die reifen Pollen sind zweikernig.

Bei *Fourcroya* ist Tetradenpollen vorhanden.

Haemanthus Catharinae. Nach S c h l i m b a c h (1924) sind zwei Integumente und vier Makrosporen vorhanden. S t e n a r (1925) gibt als Haploidzahl etwa 12 an. Die drei Antipoden sind recht groß, haben hypertrophierte Kerne und bleiben ziemlich lange erhalten. Die Pollentetraden werden nach dem sukzedanen Typus gebildet.

H. tigrinus besitzt nach S c h l i m b a c h (1924) zwei Integumente und vier Makrosporen.

H. spec. besitzt nach M ü l l e r (1912) 16—18 diploide Chromosomen.

Clivia nobilis. Nach S t e n a r (1925) werden die Pollentetraden nach dem sukzedanen Typus gebildet.

Imatophyllum (= *Clivia*) *cyrtanthiflorum*. In den peripherischen Endospermzellen, und zwar an Präparaten, die in den inneren Endospermzellen noch Teilungen zeigten, sah T r e u b (1880) hypertrophierte zum Teil eingeschnürte Zellkerne. Öfters vereinigte nur ein dünnes Band die beiden Hälften des Zellkerns. In noch anderen Zellen sah man zwei Kerne liegen, so daß hier das Auftreten von Amitosen wahrscheinlich ist. Es handelte sich augenscheinlich um einen abnormen Vorgang.

Galanthus nivalis. Die Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbeleg von *Galanthus nivalis* schildert S t r a s b u r g e r (1884). Im Endosperm kommt es nach S t r a s b u r g e r (1880) zu Kernverschmelzungen.

Nach S t e n a r (1925) teilt sich die Archesporzelle in Embryosackmutterzelle und Schichtzelle. Die Haploidzahl ist 12. Nur die untere der beiden Dyadenzellen teilt sich, so daß nur drei Makrosporen gebildet werden; die chalazale wird zum Embryosack. Es sind zwei Integumente vorhanden.

Leucojum vernum. Oberhalb des Embryosackes bleibt eine Nuzelluskappe bestehen. Das Endosperm ist nuklear, zwei Integumente sind vorhanden (H o f m e i s t e r 1849, 1858, 1861, S t e n a r 1925). Die Haploidzahl ist nach O v e r t o n (1893) 12. S t r a s b u r g e r (1880) fand im Endosperm dreipolige Spindeln.

L. aestivum. Über die Teilung des primären Pollenkerns und das Einwandern der generativen Zelle in die vegetative bringt F r i e m a n n (1910) nähere Angaben.

Buphane disticha hat nach S c h l i m b a c h (1924) nur ein Integument und eine Makrospore.

Nerine curvifolia besitzt nach S c h l i m b a c h (1924) nur ein Integument, bildet nur eine Makrospore und hat sehr große Antipoden.

N. filifolia Baker und *N. undulata* Herb. verhalten sich nach S t e n a r (1925) ebenso wie *N. curvifolia*. Jüngere Stadien wurden nicht untersucht. Es wird nur ein Integument gebildet, die Antipoden sind sehr groß. Alle *Nerine*-Arten besitzen reichlich Chlorophyll in ihrem Integument.

N. rosea hat nach M ü l l e r (1912) die Diploidzahl 22.

Amaryllis Belladonna besitzt nach H o f m e i s t e r (1858, 1861) ein einziges, chlorophyllhaltiges Integument. Dies wird von S c h l i m b a c h

(1924) bestätigt, der auch die Entwicklung von nur einer Makrospore angibt.

Brunswigia minor. Nach Hofmeister (1858, 1861) kommt nur ein einziges, chlorophyllhaltiges Integument vor.

Vallota purpurea. Zwei Integumente, große Antipoden wie bei *Haemanthus* (Stenar 1925).

Zephyranthes rosea. Zwei Integumente, große Antipoden (Stenar 1925).

Z. (= *Atamosco*) *texana.* Zwei Integumente. Pace (1913) fand 12 Chromosomen in der haploiden Generation und beschreibt die apogame Entwicklung der Eizelle. Der Pollen wird normal ausgebildet; die dritte Teilung im Embryosack zeigte, daß die Diploidzahl der Chromosomen 24 ist. Gewöhnlich wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Gelegentlich liegen die Antipoden an der Mikropyle und der Eiapparat an der Seite; auch wird gelegentlich mehr als eine Eizelle ausgebildet. Beide Spermakerne gelangen in den Embryosack, der eine verschmilzt mit den beiden Polkernen, der andere dringt in das Ei ein, verschmilzt aber nicht mit ihm und degeneriert bei der ersten Teilung der Eizelle. Ein diploides Ei scheint demnach zu einer Befruchtung unfähig zu sein. Wir haben hier also induzierte Apogamie. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns wird vorübergehend eine Zellwand angelegt.

Cooperia Drummondii. Nach Church (1916) sind zwei Integumente angelegt. Es wird nur eine Makrospore gebildet (*Lilium*-Typus). Das Endosperm ist nuklear.

Crinum asiaticum. Es wird kein Integument und daher auch keine Samenschale gebildet. Nach Schlimbach (1924) findet sich nur eine Makrospore (*Lilium*-Typus). Bemerkenswert sind die großen Antipoden. In den peripherischen Schichten enthält das Endosperm nach Göbel (1889) Chlorophyll, sein Dickenwachstum geht vor allem an der Peripherie vor sich, später bildet es an der Peripherie Kork.

Cr. longifolium stimmt bezüglich der Endospermentwicklung mit *Cr. asiaticum* überein (Rendle 1902). Vielleicht zwei Makrosporen (Stenar 1925)??

Cr. latifolium. Nach Stenar (1925) fehlen die Integumente. Die subepidermale Archesporzelle wird ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle. Die Haploidzahl beträgt etwa 12. Vielleicht zwei Makrosporen (*Scilla*-Typus)?, Pollen normal, kein Periplasmodium.

Cr. Powelli und *Cr. amabile* haben nach Stenar (1925) ebenfalls keine Integumente.

Ixiolirion Palassii besitzt nach Schlimbach (1924) zwei Integumente und bildet vier Makrosporen.

I. montanum Herb. Nach Stenar (1925) wird eine Deckzelle abgegeben. Es sind zwei Integumente vorhanden und vier Makrosporen werden gebildet. Das Endosperm bildet einen Basalapparat. In der oberen und der unteren Zelle werden zahlreiche Kerne gebildet. Der Basalapparat wird später seitlich gelagert. Die Antipoden bleiben während der Endospermentwicklung sehr lange bestehen. Im basalen Endosperm tritt niemals Zellbildung ein im Gegensatz zum zentralen Endosperm.

Die Tapetenzellen der Antheren bleiben stets einkernig. Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus.

Hymenocallis spec. Nach Schlimbach (1924) sind zwei Integumente vorhanden und es werden vier Makrosporen gebildet.

H. ovata. Zwei Integumente (Hofmeister 1861).

H. caribaca. Hofmeister (1861) gibt Polyembryonie an, die auch von A. Braun für *H. mexicana* erwähnt wird.

Eucharis amazonica. Zwei Integumente. Es wird nach Stenar (1925) keine Schichtzelle abgegeben. Die Haploidzahl ist sehr hoch, etwa 45. Anscheinend vier Makrosporen.

Callostemma. Nach Rendle (1902) wird entgegen anderen Angaben (Bulbillenbildung) in der Mehrzahl ein normaler Embryo und Endosperm gebildet.

C. purpureum. Nach Schlimbach (1924) findet keine Befruchtung statt, dagegen findet sich Nuzellarembryonie im oberen Teile des Embryosackes. Die Eizelle und die Synergiden degenerieren vorher.

Cyrtanthus sanguineus besitzt nach Fassel (1917) einen normalen achtkernigen Embryosack. Die Entwicklung wurde nicht beobachtet.

C. parviflorus Baker. Die Entwicklungsgeschichte des Embryos von der Befruchtung an wird von Taylor (1921) beschrieben. Die Embryosackentwicklung findet nach dem „*Lilium*-Typus" statt (Stiffler 1925). Nach Taylor (1925) ist 16 die Diploidzahl. Die Anheftung der Spindelfasern ist bei den einzelnen Chromosomen verschieden. Die meisten Chromosomen haben Satelliten.

Narcissus poëticus poëtarum und andere Varietäten von *N. poëticus* untersuchte Stomps (1919), ferner *N. biflorus*, welcher vermutlich einen Bastard zwischen *N. poëticus* und *N. tazetta* darstellt. Die diploide Chromosomenzahl der gewöhnlichen *N. poëticus*-Varietäten, an Wurzelquerschnitten untersucht, beträgt 16. Vierzehn Chromosomen haben einander ähnliche Form und Größe, während zwei sehr kurz sind. Diese beiden kleinen Chromosomen stehen mit zwei größeren in ähnlicher Beziehung, wie sie Nawaschin für die Trabantenchromosomen von *Galtonia* festgestellt hat. In einigen Fällen haften die kleinen Chromosomen an den größeren, ohne daß jedoch Verbindungsfäden, wie sie Nawaschin bei *Galtonia* fand, mit Sicherheit festgestellt werden konnten; in anderen Fällen lagen sie frei in der Nähe der größeren Chromosomen. In manchen Kernen konnten mit aller Deutlichkeit nur 14 Chromosomen festgestellt werden, so daß hier bereits in vegetativen Zellen eine Verschmelzung der Trabanten mit den zugehörigen Chromosomen vorzuliegen scheint. Bemerkenswert ist das Auftreten auffallender Gestaltsunterschiede zwischen den Chromosomen. Jede Form tritt in zwei Exemplaren auf, von denen das eine wohl vom väterlichen, das andere vom mütterlichen Kern stammt. Stomps hält die Varietät *Glory of Lisse* für eine *Semigigas*-Form und die Varietät *Albion* für eine *Gigas*-Form von *N. poëticus*, doch haben beide normale (16) Chromosomenzahl. *Narcissus biflorus* besitzt 24 Chromosomen, so daß es sich hier um eine triploide Form handelt, es wird vermutet, daß es sich hier um einen Bastard zwischen einer *N. poëticus* mutat. *gigas* mit verdoppelter Chromosomenzahl und einer *N. tazetta* handelt, mit welcher Annahme die völlige Sterilität von *N. biflorus* gut in Einklang zu bringen ist. *N. poëticus* besitzt nach Stenar (1925) ein nukleares Endosperm.

N. micranthus. Die „doppelte Befruchtung" wird von Guignard (1900) beschrieben. Die *Narcissus*-Arten haben die Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typus.

N. tazetta. Treub und Mellink (1880) stellten fest, daß die Embryosackmutterzelle nur zwei Tochterzellen bildet, von denen die

untere zum Embryosack wird. In vielen Fällen entwickelt sich auch die oberste weiter und vermehrt ihre Kerne, ohne daß dadurch die Entwicklung der unteren beeinträchtigt würde. Die Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typus wurde von Guignard (1882) bestätigt.

N. Pseudonarcissus minor, *N. Ps. nanus*, *N. Ps. minimus* und *N. Ps. cyclamineus* besitzen nach Untersuchungen von de Mol (1922) 14 Chromosomen: 10 lange und 4 kurze. *Narcissus festalis* hat die gleiche Zahl; hier aber fanden sich auch wieder heteroploide Rassen mit 20, 21 und 22, sowie zwei mit 28 Chromosomen, d. h. wir haben also Triploidie und Tetraploidie vor uns.

N. spec. (wahrscheinlich *N. Pseudonarcissus*). Nach Stenar (1925) wird keine Schichtzelle abgegeben, vier Makrosporen.

Agave chlorantha und *A. attenuata* haben nach Schlimbach (1924) zwei Integumente und vier Makrosporen.

A. virginica. Von Schaffner (1909) werden 12 Haploidchromosomen von ungleicher Größe angegeben. Er hält Synapsis und multipolare Spindeln für Kunstprodukte und gibt für die heterotypische Teilung eine Querteilung, für die homöotypische eine Längsteilung an.

A. attenuata. Von Lary de Latour (1908) wurde Karyomerenbildung beobachtet. Die Ansicht von Gates, daß alle Pflanzen, bei denen abirrende Chromosomen überzählige Kerne bilden, Hybriden seien, lehnt Lary de Latour ab, da *A. attenuata* seit jeher als gute Art angesehen wurde.

Nach den experimentellen Untersuchungen von Michaelis (1926) an *Epilobium*-Pollen ergibt sich, daß Karyomerenbildung und Kleinpollen auch durch Kälte hervorgerufen werden können.

A. americana. Über die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen berichtet Osterhout (1902).

Beschorneria superba Hort. Müller (1912) gibt 10 große, sowie 50 und mehr kleine diploide Chromosomen an.

Pancratium maritimum. Es sind zwei Integumente vorhanden. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in zwei Tochterzellen, von denen sich die äußere nochmals teilt, während die innere sich direkt zum Embryosack entwickelt. Es werden also nur drei Makrosporen gebildet (Shadowsky 1925).

Hippeastrum aulicum. Zwei Integumente. Hofmeister (1861) gibt an, es sei nur eine Antipode vorhanden, weshalb Jacobsson-Stiasny (1914) das Vorkommen eines Basalapparates nicht für ausgeschlossen hält.

H. (Hybride). Schlimbach (1924) gibt zwei Integumente und vier Makrosporen an.

Sprekelia formosissima. Stenar (1925) beschreibt den Embryo und nukleares Endosperm.

Fourcroya cubensis besitzt nach Ernst (1918) zwei Integumente, eine Schichtzelle wird abgegeben, vier Makrosporen, Endosperm nuklear. Tetradenpollen.

F. altissima ist nach Schlimbach (1924) stets unfruchtbar. Zwei Integumente, vier Makrosporen. Der Embryosack sendet Haustorien in das Nuzellusgewebe. Der Pollen ist keimungsunfähig. Tetradenpollen.

Bomarea Caldasii. Nach Stenar (1925) finden sich zwei Integumente, keine Schichtzelle. Die Haploidzahl ist 9. Vier Makrosporen. Endosperm nuklear.

Alstroemeria pulchella (= *psittacina*). Nach Stenar (1925) sind zwei Integumente vorhanden. Keine Schichtzelle, wahrscheinlich vier Makrosporen. Guignard (1891) gibt die Haploidzahl 8 an, was von Stenar (1925) bestätigt wird.

A. chilensis. Strasburger (1882) gibt die Haploidzahl 8 an.

A. pelegrina. Guignard (1884) gibt die Haploidzahl 8 an.

Curculigo recurvata. Nach Stenar (1925) werden zwei Integumente ausgebildet, keine Schichtzellen, Haploidzahl etwa 10. Vier Makrosporen. In den Antheren ein Periplasmodium.

Hypoxis decumbens. Zwei Integumente, keine Schichtzelle, vier Makrosporen. Endosperm mit Basalapparat. In der basalen Zelle mehrere freie Kerne, in der oberen Zelle nukleares Endosperm. In der oberen Zelle tritt später Zellwandbildung ein, während in der unteren bis mindestens 32 freie Kerne zu finden sind. In den Antheren wird ein Periplasmodium gebildet (Stenar 1925). Haploidzahl 22.

H. villosa verhält sich genau wie *H. decumbens*, die Haploidzahl ist gegen 22 (Stenar 1925).

Familie Velloziaceae.

Zwei Integumente, vier Makrosporen, keine Schichtzellen. Archespor einzellig.

Vellozia elegans. Nach Stenar (1925) sind zwei Integumente vorhanden. Schichtzellen werden nicht gebildet, Haploidzahl 24 oder 26. Vier Makrosporen, gelegentlich teilt sich auch eine der drei oberen, die chalazale wird zum Embryosack.

Familie Taccaceae.

Die Pollenwandbildung erfolgt nach dem simultanen Typus. Vier Makrosporen. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet.

Schizokapsa plantaginea Hance und *Tacca cristata* Jack. wurden von Håkansson (1921) untersucht. In den Antheren verlieren die Tapetenzellen allmählich ihre Wände, wonach sie sehr unregelmäßige Formen annehmen. An einigen Stellen schmelzen zwei oder mehrere Plasmamassen zusammen, an anderen wieder isolieren sie sich voneinander. Die peripheren Pollenkörner liegen nun teilweise in das Plasma der Tapetenzellen eingebettet. An verschiedenen Stellen wachsen dann die Plasmamassen mit ihren eingelagerten Kernen in das Pollenfach zwischen die Pollenkörner hinein und wachsen bisweilen bis zum Zentrum, aber sie verschmelzen nicht miteinander, sondern werden bald desorganisiert, so daß ein echtes Periplasmodium nicht gebildet wird.

Die Pollenwandbildung in der Tetrade erfolgt nach dem sogenannten *Dikotyledonen*-Typus („quadripartition" nach Farrs Bezeichnung, also keine „bipartition"), also nach dem simultanen Typus. Die Nukleolarsubstanz soll teilweise die groben Spindelfasern in der Pollenmutterzelle bilden, während die feinen Spindelfasern reine Zytoplasmabildungen seien. Der reife Pollen ist zweikernig.

Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen. Die chalazale Dyadenzelle teilt sich durch eine transversale Wand, die mikropylare mittels einer longitudinalen, schiefen oder seltener transversalen Wand.

Der Embryosack ist normal. Einmal wurde ein Embryosack mit sechs Antipoden, einem großen chalazalen Polkern und vier kleinen Mikropylar-

kernen beobachtet. (Sollte es sich hier vielleicht, wie bei *Lilium*, um eine Verdoppelung der Chromosomen im chalazalen Teil des Embryosackes handeln? Die Größe des chalazalen Polkerns dürfte hierfür sprechen!) Die Polkerne vereinigen sich im chalazalen Teil des Embryosackes. Gelegentlich finden sich zwei Embryosackmutterzellen, die sich beide weiterentwickeln können; einmal fanden sich zwei reife Embryosäcke in einer Samenanlage. Das Endosperm ist nuklear angelegt.

Auch von Suessenguth (1921) liegen einige Angaben über die Makrosporenentwicklung von *T. cristata* vor; insbesondere stellt er Vergleiche zwischen *T. cristata* und *Asarum europaeum* an. Für die Pollen von *Tacca cristata* gibt er ebenfalls Simultanteilung an. Vier Makrosporen. Endosperm nuklear. Die Endospermbildung setzt vor der Teilung der Eizelle ein.

Die simultane Pollentetradenbildung wurde bereits von Palm (1920) angegeben.

Familie Dioscoreaceae.

Die Zellwandbildung in den Pollenmutterzellen erfolgt simultan, also nach dem *Dikotyledonen*-Typus (Suessenguth 1921).

Im Prokambium der *Dioscoreaceen* finden sich nach Pirotta und Bussalioni (1898) vielkernige Zellen. Němec (1910) untersuchte genauer die vielkernigen Gefäßanlagen in den Wurzeln von *Dioscorea discolor* und *D. tuberosa*. Näheres hierüber findet sich im Abschnitt über „Mehrkernige Zellen und Zellverschmelzungen".

Dioscorea quinqueloba. Die Pollenmutterzellen zeichnen sich nach Täckholm und Söderberg (1918) durch simultane Wandbildung aus.

D. villosa. Embryosackinhalt und Eiapparat sind nach Smith (1916) normal gestaltet. Die Teilung der befruchteten Eizelle findet erst statt, nachdem gegen fünf Teilungen des Endospermkerns vorausgegangen sind.

D. sinuata besitzt nach Suessenguth (1921) die haploide Chromosomenzahl 12. Vier Makrosporen, frühzeitige Degeneration der Antipoden. Meurman (1925) gibt das Vorkommen von Geschlechtschromosomen an, und zwar findet sich hier der *Protenor*-Typ wie bei *Vallisneria spiralis* (♂ = x, ♀ = x x). Die Haploidzahl ist 17—18.

D. caucasica. Als Haploidzahl gibt Meurman (1925) 10 an.

Tamus communis. Eine Beschreibung des vegetativen und generativen Pollenkerns findet sich bei Friemann (1910). Tischler (1915) suchte nach Periplasmodienbildung, jedoch mit negativem Erfolg. Meurman (1925) gibt als Haploidzahl 24 an.

Familie Iridaceae.

Guignard (1915) stellte fest, daß die Zellwandbildung in den Pollentetraden der *Iridaceen* simultan vor sich geht; man bemerkt nach der ersten Teilung der Pollenmutterzelle niemals die Bildung einer vorübergehenden Zellwand. Die Beobachtungen wurden gemacht bei einigen Arten *Iris*, *Sisyrinchium*, *Antholyza*, *Freesia*, *Ixia* und *Montbretia*.

In einigen Fällen wurden dreikernige Pollenkörner beobachtet; wieweit es sich hier um ein Familienmerkmal handelt, wäre noch festzustellen.

Iris squalens, *pseudacorus* und *germanica* haben nach Strasburger (1899) und *Iris spuria*, *florentina* und *pallida* nach Miyake (1905) je

12 Haploidchromosomen. Die gleichen Arten dienten schon Strasburger (1900) zur Untersuchung.

Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus angelegt.

Iris xiphium. Von Elfving (1878) wurde einmal ein dreikerniges Pollenkorn beobachtet.

I. sibirica. Dodel (1891) gibt Polyembryonie an, die wahrscheinlich auf Synergidenbefruchtung zurückzuführen ist. Dodel glaubt, daß die Synergidenbefruchtung durch das Eindringen der beiden generativen Kerne eines Pollenschlauches oder durch das gleichzeitige Eindringen mehrerer Pollenschläuche erfolgen kann. In einzelnen, allerdings seltenen Fällen teilt sich der generative Kern schon im Pollenkorn. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus.

I. japonica. Sinotô (1922) beobachtete ein Austreten der Kernsubstanz in das Zytoplasma benachbarter Zellen in Pollenmutter-, Tapeten-, Integument- u. a. Zellen; er sieht diese Erscheinung als Kunstprodukt, hervorgerufen durch Druckverletzung oder Fixierung, an.

I. florentina. Die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen wird von Lawson (1903) beschrieben.

Die Haploidzahl ist nach Miyake 12.

I. pseudacorus × *I. versicolor.* Es findet Befruchtung und Embryobildung statt, doch stirbt der Embryo bald ab, da das Bastardendosperm plasmaarm und stärkefrei ist (Sawyer 1925).

Sisyrinchium. Simultane Zellwandbildung der Pollentetraden durch Furchung (Farr 1922).

Tritonia aurea. Von Jönsson (1881) wird die Embryosackbildung beschrieben.

Crocus vernus. Koernicke (1901) beschreibt das Ausstoßen von Chromatinkörnern in den Pollenmutterzellen während der Synapsis.

Gladiolus. Die multipolare Spindelbildung in den Pollenmutterzellen einer kultivierten Gartenform wahrscheinlich von *Gl. gandavensis* (Hort.) beschreibt Lawson (1900). Zu Beginn der Kernteilung sammelt sich eine Zone von Granularplasma um den Kern, wie sie Lawson bei *Cobaea* als Perikaryoplasma beschrieben hat. Aus diesem Perikaryoplasma entwickeln sich wahrscheinlich die Kinoplasmafäden, die zuerst ein Netzwerk um den Kern bilden. Dieses Netz zieht sich nach verschiedenen Richtungen aus und bildet so die Spitzen der multipolaren Spindelanlage. Die Spindelfasern werden durch Verlängerung der Maschen dieses Netzes gebildet ohne Beteiligung der Kernwand, des Kernkörperchens oder der Lininfäden.

10. Reihe Scitamineae.

Die Endospermbildung findet nach Palm (1915) anscheinend nach dem *Helobiae*-Typus statt. Zwei Integumente. Der Embryosack ist nach Schachner (1925) normal, die Antipoden sind sehr klein und liegen in einer ausgezogenen Spitze. Die Spitze des Embryosackes bohrt sich allmählich in das Nuzellusgewebe hinein und wächst zu einem langen Faden aus.

Familie Musaceae.

Musa sapientium. Die Varietäten von *Musa sapientium* zeigen verschiedene Chromosomenzahlen. So besitzen var. *Dole* 8 (Tischler 1910), var.

Appelbacove 11—12 (d'Angremond 1914), var. *Radjah Siam* 16 (Tischler 1910), var. *Gros Michel* 16 (d'Angremond 1914), var. *Kladi* 24 (Tischler 1910), var. *Basjoo* 11 (d'Angremond 1914), *ornata* var. *Chittagong* 11 (d'Angremond 1914) haploide Chromosomen.

Bei den verschiedenen Varietäten der parthenokarpen *Musa sapientium* finden wir nach Tischler (1912) alle Übergänge von normalen befruchtungsfähigen Embryosäcken bis zum vollständigen Ausbleiben der Embryosackbildung.

Samenlose Bananenrassen können nach d'Angremond (1913 und 1914) durch Bestäubung mit dem Pollen samentragender *Musa*-Arten zur Samenbildung gebracht werden. Die Pollenentwicklung zeigte für die in Holländisch-Guyana kultivierten samenlosen Bananenrassen dieselben Unregelmäßigkeiten, wie sie Tischler (1910) für javanische Varietäten aufgefunden hatte. Ähnliche Anomalien konnten auch bei der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle festgestellt werden. Die zytologischen Befunde sprechen für die Bastardnatur der Eßbananen.

Die Kernvolumina der von Tischler untersuchten Bananensorten mit 8, 16 und 24 Chromosomen verhalten sich wie 1:2:3. Mit der Vermehrung der Chromosomenzahl scheinen die Störungen in der Pollenentwicklung zuzunehmen. Diese Störungen bestehen darin, daß die Chromosomen in die hetero- wie homöotypische Spindel nicht mehr normal einbezogen werden, so daß sie zurückbleiben und Sonderkerne bilden. Die Größe der Kerne und der zugehörigen Plasmaportionen innerhalb einer Tetrade stehen in ungefähr demselben Verhältnis. Ein Teil der Pollenkörner kann auch bei sehr abnormer Tetradenteilung der betreffenden Rasse völlig normale Pollenschläuche treiben.

Endlich sei noch erwähnt, daß Tischler bei afrikanischen *Musa*-Rassen das Stadium der Synapsis am lebenden Objekt feststellen konnte.

Strelitzia. Nach Brown und Sharp (1911) finden sich vier Makrosporen, von denen jede sich weiterentwickeln kann, jedoch wird stets die basale unter Verdrängung der übrigen zum Embryosack.

Heliconia Bihai L. Ebenso wie bei den andern *Musaceae* sukzedane Pollentetradenbildung (Palm 1920).

Familie Zingiberaceae.

Pollentetradenbildung nach dem sukzedanen Typus. Endosperm mit Basalapparat.

Amonum Daniellii. Palm (1915) gibt an, daß sich in der Antipodengegend eine große Zelle mit großem Kern finde, die er für die primäre basale Endospermzelle hält; er glaubt also, daß hier in gleicher Weise ein Basalapparat des Endosperms gebildet wird, wie bei den *Helobiae.*

Costus cylindricus Jac., *Curcuma colorata* Val. haben sukzedane Pollentetradenbildung (Palm 1920).

Elettaria und *Costus.* Bei *Elettaria* und *Costus* findet sich nach Lötscher (1905) im reifen Embryosack nur noch eine Antipode vor, die beiden andern degenerieren vorher. Vielleicht handelt es sich bei dieser „Antipode" um einen Basalapparat.

Familie Cannaceae.

Canna indica. Koernicke (1903) zählte 8 haploide Chromosomen. Wiegand (1906) gab als haploide Zahl 3 an. Die Embryo-

sackmutterzelle bildet vier Enkelzellen, von denen die unterste zum Embryosack wird.

Die Antipoden gehen sehr bald zugrunde, so daß sie im reifen Embryosack schon in Desorganisation sind. Honing (1915) fand gleichfalls 8 Chromosomen in den haploiden Kernen, sowie 16 in den diploiden.

Von Tokugawa und Kuwada (1924) wurde die Chromosomenzahl bei 18 Gartenvarietäten von *Canna* untersucht. 13 hatten in den Wurzelspitzen die Diploidzahl 18, während 5 die Diploidzahl 27 besaßen; die letzteren sind also als triploide Rassen anzusehen. Bei der Reduktionsteilung fanden sich entweder 9 Gemini und 9 ungepaarte Chromosomen oder 27 ungepaarte Chromosomen. Die Synapsis der Pollenmutterzellen zeigt einen bemerkenswerten Mangel an „Linin"-Substanz. Häufig werden bei der Reduktionsteilung Kleinkerne gebildet, die meist durch einen fadenartigen Fortsatz mit dem größeren Kern in Verbindung stehen, so daß man glauben könnte, es handle sich um Amitosen. Ebenso kommen bei der homöotypischen Teilung Unregelmäßigkeiten vor. Sind durch die heterotypische Teilung Kleinkerne gebildet, so teilen sich diese, wobei ihre Spindeln ganz verschiedene Richtungen haben. Besondere Unregelmäßigkeiten zeigt die Zellplattenanlage der zweiten Teilung, wie denn überhaupt die Abweichungen bei der homöotypischen Teilung größer sind als bei der heterotypischen. Alle Abnormitäten fanden sich sowohl bei den diploiden wie den triploiden Rassen.

Belling (1921) untersuchte von 31 Rassen und Arten von *Canna* verschiedenster Herkunft Zahl und Verhalten der Chromosomen bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen. Die meisten Rassen zeigten die 9 Chromosomen in Dyaden, die in 9 + 9 Einzelchromosomen auseinandergingen; in einzelnen Fällen konnten Teilungen in 8 + 10 Einzelchromosomen oder andere Unregelmäßigkeiten beobachtet werden. Es fand sich auch eine regulär triploide Rasse, die sich schon äußerlich von den diploiden Formen durch geringere Größe und kleinere Blüten unterschied. Bei dieser waren die Chromosomen während der Metaphase der ersten Teilung in 9 Triaden vereinigt, deren jede in 2 + 1 Einzelchromosomen getrennt wurden und dann je nach dem Zufall den Spindelpolen zuwanderten. Auf diese Weise kamen nach der ersten Teilung Chromosomenanordnungen von 14 + 13, 15 + 12, 11 + 16 oder 10 + 17 zu beiden Seiten der ersten Teilungswand zustande. Etwa die Hälfte der Pollenkörner dieser triploiden *Canna* waren fast oder ganz leer, während die andere Hälfte mit Zytoplasma angefüllt und mit einem oder mehreren Kernen versehen war.

Familie Marantaceae.

Maranta spec. besitzt nach Boenicke (1911) 16 haploide Chromosomen.

Von der Chalaza aus entwickelt sich nach Schachner (1925) ein eigenartiger Einwuchs in den Nuzellus, der sich z. B. bei *Thalia* bald nach seinem Eintritt in den Nuzellus in zwei Arme gabelt, von denen jeder in weitem Bogen je eine Hälfte des Nuzellusgewebes durchzieht, so daß seine Spitze fast wieder bis zum Ursprung des Einwuchses zurückkehrt.

M. sanguinea. Die Haploidzahl ist 12 (Suessenguth 1920).

Thalia dealbata. Die Diploidzahl ist nach Suessenguth (1921) 12.

11. Reihe Microspermae.

Die *Burmanniaceae* unterscheiden sich zytologisch vollkommen von den *Orchidaceen* und bieten zytologisch mit diesen gar keine Berührungspunkte.

Familie Burmanniaceae.

Es sind zwei Integumente vorhanden. Das Endosperm bildet einen Basalapparat. Die Tetradenteilung der Pollenkörner erfolgt nach dem *Monokotylen*-Typus. Die Pollenkörner sind meistens dreikernig. Die Tapetenzellen der Pollensäcke können außer vom Archespor auch vom Periblem abstammen. Bei *B. Championii*, *disticha* und *candida* findet Selbstbestäubung statt. *B. coelestis* und *Thismia javanica* sind apogam, bei den Pollenmutterzellen findet Reduktionsteilung statt.

Thismia Luetzelburgii Goeb. et Suessenguth. Vier Makrosporen, die unterste zum Embryosack. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns Wandbildung. (Ob rein zellulares Endosperm?) Jedenfalls sind die beiden Zellen des Basalapparates bedeutend größer als die anderen Endospermzellen (Goebel und Süssenguth 1924). Ob Pollen zwei- oder dreikernig, ist nicht angegeben.

Th. javanica hat nach Meyer (1910), der *Th. clandestina* zu untersuchen glaubte, 6—8 haploide Chromosomen. Ernst und Bernard (1912) fanden 12 diploide Chromosomen. Nur ausnahmsweise sind nach Meyer die Pollenkörner zweikernig, meist nur einkernig und nicht keimfähig. Die Keimbildung erfolgt durch Apogamie. Die Chromosomenzahl der Elemente des Embryosackes ist 12, also die diploide. Die Embryosackmutterzelle von *Thismia javanica* bildet normale Tetraden. Die Synergiden sind sehr frühzeitig degeneriert.

Die Endospermentwicklung von *Thismia javanica* ist vollkommen gleich der von *Burmannia* (Ernst und Bernard 1909), jedoch werden erst vier freie Kerne gebildet, ehe Wandbildung erfolgt.

Nach Meyer (1925) wird die Unterdrückung der Reduktionsteilung nicht durch „Nekrohormone“ im Sinne Haberlandts veranlaßt.

Th. americana bildet nach Pfeiffer (1914 und 1918) vier Makrosporen, von denen die innerste zum Embryosack wird. Die Mikrosporangien zeigen teilweise Desorganisation, doch ist Befruchtung wahrscheinlich. Pollen zweikernig.

Bei der Mykorrhizabildung von *Thismia* trifft nach Meyer (1910) das Ende der Hyphe nach dem Durchdringen der Zellwand die Wandschicht des Protoplasmas, dringt aber nicht durch dieselbe, sondern drängt sie bei weiterem Wachstum vor sich, so daß es beim Eindringen in den Zellenraum von allen Seiten von Protoplasma umgeben ist; der Kern der Zelle befindet sich gewöhnlich auch hier, am Ende der Hyphe. In der Zelle schwillt das Ende der Hyphe allmählich blasenförmig an. Bald fangen der Kern und das Protoplasma der Wirtzelle die Verdauung des Endophyten an, bis sie ihn endlich in eine formlose, braune Masse verwandeln. Wie bei *Neottia* erfolgt auch bei *Thismia* diese Verdauung unter dem Einflusse des Protoplasmas bei unmittelbarer Beteiligung des Kernes; doch werden hier nicht diejenigen Erscheinungen der Hypertrophie und Hyperchromatie der Kerne beobachtet. Bei *Thismia* vergrößert sich der Kern nur wenig in seinen Dimensionen und die Körnchen des Chromatins werden nur ein wenig

größer. Dagegen ist wie bei *Neottia* die Differenzierung in „Pilzwirtzellen" und „Verdauungszellen" stark ausgeprägt.

Burmannia coelestis. Nach Ernst (1909) sowie Ernst und Bernard (1912) wird die Archesporzelle ohne weitere Teilungen zum Embryosack, während die nächsten Verwandten vollständige oder abgekürzte Tetradenbildung besitzen. Eine Chromosomenreduktion erfolgt bei *Burmannia* nicht. Der Embryosack bildet sich in normaler Weise, nur sind Eizelle und Synergiden anscheinend völlig gleichwertig. Sie können alle drei apogam auswachsen. Man sieht daher zwei bis drei Embryonen gewöhnlich nebeneinander liegen. Es tritt hier also ein neuer Typus der Apogamie auf, da nur die drei am Mikropylarende gelegenen Zellen den Embryo liefern können.

Ferner ist hervorzuheben, daß zuweilen „beweglich gewordene" Synergiden- oder Antipodenkerne als „überzählige" Polkerne zu sehen waren. Es können dann manchmal drei bis fünf miteinander kopulieren.

Nach der ersten Teilung des Endospermkerns wird am Antipodenende eine Basalzelle abgeschnürt, die als primitives Haustorium aufzufassen ist. Wir finden in ihr späterhin noch einige Kernteilungen und -fusionen, während über ihr in der nach dem ersten Teilungsschritt entstandenen großen Zelle ein normales Endosperm angelegt wird.

Die Haploidzahl würde 15—18 sein; nach Schoch beträgt sie jedoch etwa 35. Die Pollenkörner sind, soweit noch nicht degeneriert, dreikernig.

B. javanica (= *B. coelestis*). Die Mykorrhya verhält sich nach Meyer (1910) ganz anders als wie bei *Thismia.* Die Verdauung wird von starken Veränderungen im Kerne begleitet; sie bestehen in der Veränderung der äußeren Form, in Hyperchromatie und Hypertrophie.

B. candida besitzt nach Ernst und Bernard (1912) 12 haploide Chromosomen. Es werden nur zwei Makrosporen gebildet (*Scilla*-Typus). Die Endospermentwicklung erfolgt nach dem *Helobiae*-Typus. Schoch (1920) gibt 12 haploide Chromosomen an.

B. Championii. Ernst und Bernard (1912) geben als Haploidzahl 6 an. Schoch (1920) fand bei der Teilung der Pollenmutterzellen als Haploidzahl 32—36. Die Teilung des generativen Kerns findet erst im Pollenschlauch statt. Das Endosperm wird in gleicher Weise wie bei *B. coelestis* gebildet. Die Tetradenteilungen bei *Burmannia candida* und *Championii* werden teilweise unterdrückt, so kann *B. Championii* 4, 3 und 2 Makrosporen bilden. *B. candida* und *Championii* haben Selbstbestäubung. Die Keimung der Pollenkörner beginnt schon im Innern der Antherenfächer und ganze Bündel von Pollenschläuchen wachsen dem Konnektivfortsatz entlang der Narbe zu und dringen zwischen deren Papillen ein. Der ausgebildete Embryosack der beiden Arten enthält einen Eiapparat, der demjenigen des typischen Embryosackes der Angiospermen völlig entspricht. Eigentümlich ist es, daß nach der Vereinigung von Eikern und Spermakern an der Oberfläche des Keimkerns eine dunkel gefärbte Masse zytoplasmatischer Natur liegt.

B. disticha. Die Haploidzahl ist nach Schoch (1920) 20 bis 22. Die Teilung des generativen Pollenkerns wird meistens noch im Pollenkorn ausgeführt.

Gymnosiphon trinitatis (= *Burmannia capitata* Mart.). Nach Johow (1885 und 1889) geht die Embryosackmutterzelle aus der unter dem Scheitel gelegenen Zelle der axilen Reihe hervor. Die unterste der Tetraden-

zellen wird zum Embryosack. Die Entwicklung des Embryosackes verläuft normal. Das Endosperm wird durch freie Kern- und Zellteilung gebildet.

Apteria setacea. Von Johow (1885 und 1889) wird die Embryosackentwicklung beschrieben.

Gonyanthes candida. Die Embryologie und Endospermbildung wird von Treub (1883) geschildert. Die Abbildungen zeigen den Basalapparat, den Treub für Antipoden hält.

Familie Orchidaceae.

Chromosomenzahlen 8—9, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 18, 21, 24, 28, 30, 63. Diese Variabilität ist nach Tischler ein Zeichen dafür, daß diese Familie in einer Periode der Artbildung begriffen ist.

Die Entwicklung des Pollenkorns erfolgt mit simultaner Zellwandbildung, d. h. also nach dem sogenannten *Dikotyledonen*-Typus (Guignard 1898), ausgenommen jedoch *Cypripedilum* (Guignard 1915).

Die Entwicklung der Samenanlagen, bisweilen sogar die vollständige Ausbildung der Plazenten erfolgt bei den *Orchideen* erst infolge der Bestäubung durch eine Reizwirkung des Pollens. Erst mit dem Auswachsen der Pollenschläuche beginnt die Vergrößerung des Fruchtknotens und die Entwicklung des Embryosackes. Der Embryosack entwickelt sich sowohl nach dem Normal- als auch dem *Lilium*- und *Scilla*-Typus. Bemerkenswert ist die häufige Reduktion des Antipodenapparates. Die Wandbildung im Embryosack spielt sicher eine große Rolle, denn bei den sechskernigen Säcken von *Epipactis pubescens*, *Chamorchis alpina* und *Orchis Morio* wird der eine Kern nebst ein wenig Plasma durch eine Membran vom übrigen Embryosack abgegrenzt und wird so zu einer einzigen Antipode, der andere vereinigt sich mit dem oberen Polkern.

Bleibt aber die Wandbildung aus, so scheint die Verschmelzung zuerst zwischen den beiden chalazalen Schwesterkernen vor sich zu gehen, mit denen sich dann der obere Polkern vereinigen kann (*Phajus*, *Corallorrhiza*, *Broughtonia*). *Cypripedilum* und *Gastrodia* haben bezüglich der Kernanzah den reduziertesten Embryosack.

Bei *Orchis*, *Gymnadenia* und *Anthericum* teilt sich nach Strasburger (1880) nur die untere der aus der Embryosackmutterzelle entstandenen Tochterzellen nochmals, so daß drei Makrosporen entstehen. Auch Pace (1912) fand, daß sich aus der Embryosackmutterzelle nur drei Zellen bilden, da die äußere Tochterzelle sich nicht mehr teilt.

Bei fast allen *Orchidaceen* kommt überhaupt kein Endosperm zur Entwicklung.

Bei *Cypripedilum* teilt sich gelegentlich der Endospermkern und bildet einige freie Kerne. Bei *Paphiopedilum* bildet der Endospermkern zwei freie Kerne.

Treub (1879) beschreibt eine außerordentliche Variation in der Ausbildung der sogar myzelartig verzweigten, zellularen Suspensorhaustorien des *Orchideen*-Embryos.

Wille (1886) stellte fest, daß sich bei *Cypripedilum* freie Pollenkörner bilden, während *Epipactis* einen typischen Tetradenpollen mit einer Membranbildung nach außen besitzt und endlich sich bei Orchis ein dritter Typus findet, nämlich von verschleimenden Mittellamellen zusammengehaltene Tetraden ohne irgendwelche besondere Membranbildung für die einzelnen Pollenkörner.

Häufig tritt eine Reduktion der Kerne des Embryosackes auf. So ist z. B. bei *Epidendrum variegatum*, *E. cochleatum*, *E. verrucosum*, *E. globosum*, *Coelogyne massangeana* und *Pogonia macrophylla* der Embryosack achtkernig; bei *Phajus grandifolius*, *Corallorrhiza maculata* und *Broughtonia sanguinea* enthält der Embryosack sechs Kerne, vier mikropylare und zwei chalazale, da sich der primäre Chalazakern nur noch einmal teilt. Bei *Cypripedilum* und *Gastrodia* wird nur ein vierkerniger Embryosack ausgebildet.

Cypripedilum pubescens besitzt nach P a c e (1907) 11 haploide Chromosomen.

C. venustum. Kein Suspensorhaustorium (T r e u b 1879).

C. spectabile. Die Haploidzahl ist nach P a c e (1907) 11. Einmal hatte sich die mikropylare zweier Dyadenzellen entwickelt, während die andere degenerierte. Ein Suspensorhaustorium wird nach T r e u b (1879) nicht gebildet.

C. acaule. Die Haploidzahl ist nach B e l l i n g (1924) 10. In manchen Reduktionskernplatten findet man aber nur neun Chromosomen, was wahrscheinlich durch Ausstoßung eines Chromosoms in der Prophase bewirkt wird.

C. parviflorum bildet nach P a c e (1907) nur einen vierkernigen Embryosack aus, bestehend aus Eizelle zwei Synergiden und einem Polkern. Die Embryosackmutterzelle teilt sich nur einmal und die untere Tochterzelle wird zum Embryosack. Ein Synergidenkern verschmilzt mit dem einzigen Polkern. Es findet „doppelte Befruchtung" statt. Die Entwicklung des Embryosackes folgt nach A f z e l i u s (1916) dem *Scilla*-Typus. Gelegentlich teilt sich nach P a c e (1907) der sekundäre Embryosackkern und bildet vier freie Kerne. Hieraus dürfte hervorgehen, daß das Endosperm der *Orchidaceen* sich von dem Endospermtypus mit freier Zellbildung ableitet. Die Haploidzahl ist 11.

Paphiopedilum barbatum. S t r a s b u r g e r (1888) gibt 16 Haploidchromosomen an. T r e u b (1879) beschreibt die Embryoentwicklung.

P. insigne folgt nach A f z e l i u s (1916) in einer Embryosackentwicklung dem *Scilla*-Typus. Antipodenzellen wurden nicht mehr ausgebildet; es sind nur drei freie Kerne vorhanden.

Die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle, die sich in zwei Tochterzellen teilt, von denen die innere zum achtkernigen Embryosack wird. Im Gegensatz zu allen anderen *Orchideen* wird nur ein einziges Integument gebildet, wahrscheinlich entspricht es dem inneren Integument. Gelegentlich verschmelzen die beiden basalen Spindeln, wodurch dann sechskernige Embryosäcke gebildet werden. Der Endospermkern teilt sich einmal und bildet zwei freie Kerne, so daß also die Endospermbildung der *Orchideen* nach dem nuklearen Typus stattfindet. Die Haploidzahl ist etwa 12.

Phalaenopsis amabilis. Pollentetradenbildung simultan (P a l m 1920).

Ph. grandiflora, Ph. Schilleriana, Ph. spec. besitzen ein sehr bemerkenswertes Suspensorhaustorium (T r e u b 1879).

Ophrys apifera und *O. Botteroni.* Nach C h o d a t (1913) entwickelt sich der Embryosack konstant aus der zweituntersten Makrospore. Dies ist jedoch nach P a l m (1915) sehr zweifelhaft, da aus mehreren der beigefügten Zeichnungen von *O. apifera* deutlich hervorgeht, daß dies Verhalten nicht konstant ist und ferner noch, daß C h o d a t in einem Falle sicher

die zwei oder drei axilen Nuzelluszellen, die bei den *Orchideen* kräftig entwickelt sind, mit Makrosporen und in einem anderen „un tetrasporange" mit einem dreizelligen Embryo in einem Embryosack — mit noch persistierenden Antipodenkernen — verwechselt hat.

Orchis maculata. Strasburger zählte 16 Chromosomen in der haploiden Generation.

Die zytologischen Verhältnisse in der endotrophen Mykorrhiza beschreibt Magnus (1900). Die Embryosackentwicklung wird von Vermoessen (1912) geschildert. Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Die Embryobildung schildert Treub (1879).

O. Morio L. Nach Afzelius (1916) ist der Embryosack acht- oder sechskernig; im letzteren Falle fällt im chalazalen Teil eine Teilung aus. Es wird dann nur eine Antipode gebildet.

O. Morio ♀ × *Orchis fusca* ♂. Strasburger (1886) beobachtete bei erfolgter Bastardbefruchtung in einigen Fällen in der Eizelle Kernteilung ohne Zellteilung.

O. latifolia. Vermoessen (1912) beschreibt die Makrosporenentwicklung und die Embryobildung. Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Auch Treub (1879) berichtet über die Embryobildung.

O. Traunsteineri Saut. Fuchs und Ziegenspeck (1924) beobachteten, daß sich bei der vegetativen aber auch manchmal bei der Reduktionsteilung die Chromosomen nicht gleichzeitig spalten, sondern sukzedan. Bei reinen *Orchis*-Arten vollzieht sich die sukzedane Trennung vollständig und ist beim Beginn der homöotypischen Teilung vollendet. Bei Bastarden unterbleibt entweder der homöotypische Teilungsschritt oder die Spaltung bleibt unvollständig, so daß bei der heterotypischen Teilung gespaltene und ungespaltene Chromosomen unregelmäßig verteilt werden, so daß im letzteren Falle Sexualzellen mit erhöhter und verminderter Chromosomenzahl entstehen. Durch diese Unregelmäßigkeiten erklärt sich das Auftreten von *Gigas-*, *Semigigas-* und *Infra*-Formen bei Bastardierung.

Die reinen Arten: *Orchis Morio*, *militaris*, *ustulatus*, *coriophorus*, *latifolius*, *incarnatus*, *maculatus*, *Gymnadenia conopea*, *odoratissima*, *Anacamptis pyramidalis*, sowie die Normformen: *Orchis latifolius* × *paluster*, *Gymnadenia* × *Anacamptis*, *Orchis maculatus* × *latifolius*, *O. Traunsteineri*; diverse Bastardformen, *O. incarnatus* × *latifolius*, *O. latifolius* × *Morio* hatten die Haploidzahl 10. Die *Gigas*-Formen der *O. Traunsteineri* hatten die Diploidzahl 40, die *Semigigas*-Formen die Diploidzahlen 22—36. Außerdem fanden sich Formen mit verminderter Chromosomenzahl (*Infra*-Formen), welche die Diploidzahlen 14—19 besaßen.

O. sambucina L. Der Embryosack ist nach Afzelius (1916) achtkernig. Entweder werden vier Makrosporen gebildet, oder die Embryosackbildung erfolgt nach dem *Scilla-* oder *Lilium*-Typus.

Chamorchis alpina (L.) Rich. Der Embryosack ist nach Afzelius (1916) sechskernig. Der Endospermkern bildet gelegentlich zwei freie Kerne.

Serapias Lingua besitzt nach Treub (1879) ein Suspensorhaustorium.

S. pseudocordigera. Nach Baranow (1915) ist der Embryosack stets sechskernig. Die Polkerne legen sich mitunter aneinander, ohne zu verschmelzen, häufig wandert aber auch der obere nach unten, und die Polkerne vereinigen sich dann mit dem einzigen Antipodenkern.

Himantoglossum hircinum hat nach Strasburger (1888) 16 haploide Chromosomen, Heusser (1915) berichtigt ihre Zahl auf 12. Die Teilung des generativen Kernes erfolgt im Pollenschlauch etwa 12 Stunden nach der Keimung. Die Ausbildung einer Spindel findet nicht statt. Bei der Befruchtung tritt mit den Spermakernen Pollenschlauchzytoplasma in den Embryosack. Der zweite Spermakern verschmilzt gewöhnlich nicht mit dem Endospermkern, sondern bleibt in der Nähe der Synergiden liegen und wird wie der sekundäre Embryosackkern und die Antipoden durch den Embryo aufgenommen. Die Entwicklung des befruchteten Eikerns setzt direkt nach der Verschmelzung ein.

Anacamptis pyramidalis. Die Embryoentwicklung wird von Treub (1879) beschrieben.

Herminium monorchis. Nach Treub (1879) wird ein Suspensorhaustorium entwickelt.

Coeloglossum viride (L.) Hn. Es werden nach Afzelius (1916) nur drei Makrosporen gebildet. Der Embryosack ist achtkernig.

Gymnadenia albida (L.) L. C. Rich. Es werden vier Makrosporen gebildet (Afzelius 1916).

G. conopea. Von Strasburger (1878) wurde Polyembryonie nachgewiesen. Bei dieser Pflanze wächst der Suspensor des Keimes alsbald zur Mikropyle hervor; er zeigt eine selbständige Entwicklung und vermehrt die Zahl seiner Elemente durch Teilung der terminalen Zelle. Wo nun zwei Keimanlagen in demselben Embryosack nebeneinander liegen, ragen beide Suspensoren aus der Mikropyle hervor, und es ist festzustellen, daß sie sich beide gleich verhalten. Strasburger glaubt daher diesen Fall von Polyembryonie auf „Verdopplung des Eies" zurückführen zu müssen. Vielleicht handelt es sich um Synergidenbefruchtung. Die zweikeimigen Samen finden sich verhältnismäßig selten, manchmal in einem ganzen Fruchtknoten nicht ein einziger, manchmal einer, höchst selten deren zwei, aber nie mehr. Nach Strasburger (1888) besitzt *G. conopea* 16 haploide Chromosomen. Die Entwicklung des Embryosackes wurde von Ward (1880) beschrieben.

Chodat (1924) verfolgte die Reduktionsteilung der Makrospore im lebenden Zustand; er konnte acht Gemini zählen und vor allen Dingen das Auftreten des tonnenförmigen Phragmoplasten beobachten.

Plantanthera. Die Embryosackbildung ist meistens normal (Afzelius 1922). Vier Makrosporen, achtkerniger Embryosack. Häufig fallen aber einige Teilungsschritte im Antipodenende aus, so daß sieben-, sechs- oder fünfkernige Embryosäcke resultieren. *Pl. bifolia* und *chlorantha* haben die Haploidzahl 21, während *Pl. obstinata* 63 besitzt.

Die Embryobildung von *Pl. bifolia* beschreibt Treub (1879).

Bei *Pl. chlorantha* wurden häufig zwei Nuzelli mit je einem inneren Integument von einem gemeinsamen äußeren Integument eingeschlossen gefunden. Dieses Vorkommen kann natürlich zur Polyembryonie führen.

Habenaria ciliaris. Die Entwicklung des Embryosackes wurde von Brown (1909) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen. Die Antipoden degenerieren bald. Die Polkerne verschmelzen bei der Befruchtung mit dem zweiten Spermakern, bilden aber kein Endosperm.

Gastrodia elata. Eine ausführliche Untersuchung über die Embryonie bringt Kusano (1915). Die Samenanlage ist zur Blütezeit noch nicht

voll entwickelt, doch bildet sich der Embryosack, zum Unterschiede von den meisten *Orchideen*, ohne Anreiz durch den Pollenschlauch aus. Der Embryosack entsteht aus einer Makrospore und ist vierkernig. Die Reduktionsteilung folgt nicht genau dem parasynaptischen oder dem telosynaptischen Typus; die doppelwertigen Chromosomen entstehen, wenn die einwertigen die Äquatorialplatte bilden. Eine Anzahl von Embryosäcken entwickelt sich ohne Chromosomenreduktion. Mit großer Wahrscheinlichkeit gibt es auch diploide Eizellen, doch findet niemals apogame Entwicklung statt. Die Sterilität einer Anzahl von Samenanlagen dürfte auf den Ausfall der Reduktionsteilung zurückzuführen sein. Der Endospermkern ist das Verschmelzungsprodukt des Sperma-, Synergiden- und Polkerns; er bleibt ungeteilt. Bei verzögerter Befruchtung neigt die Synergide zur Adventivkeimbildung. In diesem Falle dürfte eine Kopulation der Spermakerne mit den Synergidenkernen höchstwahrscheinlich sein. Die Haploidzahl beträgt 8—9.

Unter bestimmten Bedingungen kann das haploide Ei eine Kernteilung ausführen; aber eine Zellteilung konnte nicht ermittelt werden.

Gelegentlich entwickeln sich zwei Archesporzellen in einer Samenanlage zu Embryosäcken.

Bei unbefruchteten Embryosäcken kann Parthenokarpie eintreten.

Selbstbestäubung hat bei *Gastrodia* dieselbe Wirkung wie Fremdbestäubung. Bei Bestäubung mit *Bletia*-Pollen findet keine Befruchtung und Embryobildung, aber Parthenokarpie statt. Bei gleichzeitiger Bestäubung mit *Gastrodia*- und *Bletia*-Pollen wird die Befruchtung durch *Gastrodia*-Pollen sehr gehindert.

Epipactis palustris. Die Teilung des primären Pollenkerns beschreibt Friemann (1910). Die Chromosomen haben ungleiche Größe; die größeren überschreiten die Größe der kleineren um das Doppelte bis Dreifache. Die Haploidzahl beträgt 12. Die Embryosackentwicklung schildert Vermoessen (1912). Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Kein Suspensorhaustorium (Treub 1879).

E. pubescens (Willd.) A. A. Eaton. Nach Brown und Sharp (1911) werden fast stets nur drei Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum Embryosack wird. Durch Verschmelzung der Kerne im basalen Teile des Embryosackes entstehen oft abnorme Teilungen und es wird dann nur eine Antipodenzelle gebildet. Bei den Teilungen im Embryosack bildet sich eine Zellplatte, die nachher wieder aufgelöst wird.

In anderen Fällen entwickelt sich aber die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack; die nach den Teilungen angelegten Zellwände verschwinden wieder, so daß anstatt der vier Makrosporen ein vierkerniger Embryosack gebildet wird, der sich normal weiterentwickelt.

E. latifolia. Vermoessen (1912) beschreibt die Embryosackentwicklung, die nach dem Normaltypus erfolgt. Kein Suspensorhaustorium (Treub 1879).

Limodorum abortivum. Die Pollenentwicklung beschreibt Guignard (1898) und glaubt hierbei Zentrosomen zu finden. Er fand, daß die Zellwandbildung nach dem *Dikotyledonen*-Typus verläuft.

Gyrostachys. Die beiden von Pace (1914) untersuchten *Gyrostachys*-Arten, *G. gracilis* und *G. cernua*, zeigen ebenso große Variabilität in bezug auf die Keimungsverhältnisse der Makrosporen und Dyadenzellen, wie in der Entwicklung und definitiven Ausgestaltung des Embryosackes. Wenn

zwei Makrosporen und eine Dyadenzelle gebildet wird, kann entweder die unterste oder die nächstunterste Makrospore keimen. Zuweilen können sich alle drei Zellen einer solchen Reihe bis zu einem gewissen Grade entwickeln. Werden vier Makrosporen gebildet, so entwickelt sich die unterste völlig normalerweise weiter.

Für *G. gracilis* gibt Pace 15 Haploidchromosomen an und für *G. cernua* 30. Pace möchte daher die letztere Art als tetraploide Form ansehen, da dies in der Tat eine größere und kräftigere Art ist und der Riesenwuchs in der Größe des Fruchtknotens, der Samenanlagen und der einzelnen Zellen zum Ausdruck kommt.

Calopogon pulchellus R. Br. Pace (1909) zählte etwa 13 haploide Chromosomen. Es finden sich häufig zwei Embryosackmutterzellen, die entweder nebeneinander liegen oder durch Nuzellusgewebe getrennt sind. Vier Makrosporenkerne werden gebildet, von denen drei degenerieren. Der achtkernige Embryosack ist normal. Die Befruchtung wurde beobachtet. Da bei der homöotypischen Teilung der Embryosackmutterzelle keine Zellwand gebildet wird, finden wir je zwei zweikernige Zellen, von denen die innerste bei gleichzeitiger Degeneration ihres mikropylaren Makrosporenkerns zum Embryosack wird. *Calopogon* ist also ein Bindeglied zwischen dem Normaltypus und *Cypripedilum*.

Spiranthes australis. Nach Baranow (1915) enthält der Embryosack meistens 6 Kerne (Eiapparat, 2 Polkerne, 1 Antipode), mitunter jedoch auch 8. Nach Takamine (1916) beträgt die Haploidzahl 12.

Listera ovata besitzt nach den Untersuchungen von Guignard (1884) und Rosenberg (1905) 16 Haploidchromosomen, und zwar 5 große und 11 kleinere. Müller (1911) zählte meistens 34 diploide Chromosomen. Suspensorhaustorien werden nicht gebildet (Treub 1879). Über das Verhalten des Kerns in der endotrophen Mykorrhiza berichtet Magnus (1900). Eine ausführliche Darstellung der somatischen Kernteilung gibt Martens (1925). Er tritt besonders auch dafür ein, daß die Fixierungsmittel keine Kunstprodukte hervorrufen, sondern die im Leben zu beobachtenden Strukturen nur deutlicher hervortreten lassen. Die morphologische Struktur der Chromosomen bleibt von einer Kernteilung zur anderen erhalten.

Neottia ovata. Die Makrosporen- und Embryosackentwicklung beschreibt Vermoessen (1912).

N. nidus avis. Guignard (1884) gibt 16 Chromosomen in der haploiden Generation an. Über das Verhalten des Kerns in der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* gibt Magnus (1900) ausführliche Mitteilungen (s. unter Ernährungsphysiologie des Kerns S. 109).

Modilewski (1918) beschreibt das Verhalten des Chromatins während der allotypischen Teilungen im Embryosack von *Neottia nidus avis*. Er findet keine Doppelchromosomen in der Synapsis; kurz vor der Diakinese werden 18 bivalente Chromosomen von ungleicher Größe gebildet; eins ist besonders groß. Bei dem großen Chromosom finden sich drei kleine, die sich morphologisch von den übrigen 14 unterscheiden. Er nimmt zwei verschiedene Arten von Nukleolen an. Bei den allotypischen Teilungen werden keine Zellwände gebildet. Die vier Makrosporen nehmen teil an der Entwicklung des Embryosackes. Die beiden antipodalen Kerne teilen sich nicht mehr, die mikropylaren bilden durch eine einmalige Teilung vier Kerne (Eiapparat und ein Polkern). Bei der Befruchtung verschmilzt

der eine Spermakern mit dem Eikern, der andere mit dem haploiden Polkern. Endosperm wird nicht gebildet.

Goodyera repens (L.) R. Br. Afzelius (1916) gibt drei Makrosporen an. Der Embryosack ist achtkernig.

G. discolor. Die Embryoentwicklung wird von Treub (1879) beschrieben.

Broughtonia sanguinea. Nach Sharp (1912) werden im Embryosack nur sechs Kerne gebildet.

Corallorrhiza maculata. Es wird nach Sharp (1912) ein sechskerniger Embroysack ausgebildet.

Epidendrum variegatum. Nach Sharp (1912) entwickelt sich häufig die Embryosackmutterzelle zum Embryosack.

E. ciliare. Die Embryoentwicklung beschreibt Treub (1879).

Peristylus grandis. Die Embryonalentwicklung und vor allem die Suspensorhaustorien werden von Treub (1883) beschrieben.

Laelia Brysiana. Die Embryoentwicklung beschreibt Treub (1879).

Sabralia macrantha. Treub (1879) gibt die Embryoentwicklung an.

Phajus grandiflorus. Nach Afzelius (1916) ist die dritte chalazale Teilung im Embryosack ganz ausgefallen, infolgedessen ist der Embryosack sechskernig. Die mikropylare Makrospore liefert den Embryosack.

Die „doppelte Befruchtung" von *Phajus* wird von Nawaschin (1900) beschrieben.

Nach Sharp (1912) teilt sich der antipodiale Kern des zweikernigen Embryosacks nur einmal. Das Resultat ist ein sechskerniger Embryosack.

Ph. Wallichii. Treub (1879) beschreibt die Embryoentwicklung.

Bletia Shephardii. Manchmal bildet sich nach Sharp (1912) nur ein sechskerniger Embryosack aus. Nicht selten wird die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack.

Bei Kreuzung von *Phajus grandiflorus* mit *Bletia Shephardii* wird der bei allen *Orchideen* für die Entwicklung der Samenanlagen notwendige Anreiz durch die entstehende Pollenschläuche gegeben. Eine Befruchtung der Eizelle oder Embryobildung wurde aber nicht beobachtet.

Stanhopea oculata. Nach Treub (1879) wird ein reichverzweigtes Suspensorhaustorium gebildet.

Zygopetalum Mackayi Hook. Die Entwicklung des Embryosackes ist nach Suessenguth (1923) aus der basalen Makrospore bis zum Achtkernstadium normal. Bei Bastardbestäubung bilden sich mehrere Embryonen teils aus der Eizelle, den Synergiden, den Zellen des inneren Integumentes und dem chalazalen Nuzellusrest. Befruchtung findet jedoch nicht statt. Ob eine Reduktionsteilung eintritt, konnte nicht sichergestellt werden, ist aber wohl als sicher anzunehmen (??).

Cymbidium Lowianum besitzt nach Suessenguth (1920) die Haploidzahl 9—10.

Odontoglossum crispum. Die Pollen dieser Art wurden zur Anregung der Embryobildung bei *Zygopetalum* von Suessenguth (1923) benutzt. Die Pollenkörner sind zweikernig, in den Pollenschläuchen wurden die drei Kerne festgestellt. Von den Pollinien keimen nur die Pollen der Mittellage.

Spathoglottis plicata. In einigen Pollenschläuchen beobachtete Suessenguth (1923) vier bis fünf, in einem Falle sogar acht Kerne. In letzterem Falle gingen der Form nach zu schließen vier aus der Teilung des ursprünglichen Pollenkerns hervor, die übrigen vier, die paarweise genähert lagen,

waren kugelig und ähnelten den normalen generativen Kernen. Bei vier- und fünfkernigen Pollenschläuchen sind es anscheinend nur die generativen Kerne, die sich nochmals teilen und auch hier paarweise zusammenliegen.

Oncidium sambucina hat nach Afzelius (1916) die gleiche Embryosackentwicklung wie *O. praetextum*.

O. praetextum Rchbch. fil. 28 Chromosomen. Die Entwicklung folgt entweder dem *Lilium*- oder dem *Scilla*-Typus (Afzelius 1916). In vier Fällen hatte sich eine apikale Zelle der Nuzellusepidermis ebenfalls zu einer Embryosackmutterzelle entwickelt. Der Embryosack ist sechskernig, die beiden Basalkerne verschmelzen und der Polkern bleibt haploid.

Vanda tricolor. Die Embryobildung wird von Treub (1879) beschrieben.

2. Klasse.

Dicotyledoneae.

Ein zytologisches Merkmal der *Dicotyledoneen* gegenüber den *Monocotyledoneen* liegt darin, daß bei der Tetradenbildung der Pollenmutterzelle bei den *Dicotyledoneae* die Scheidewände erst nach der zweiten Teilung (= simultan) angelegt werden, während bei den *Monocotyledoneae* die Scheidewände zwischen den beiden ersten Tochterkernen schon nach der ersten Teilung ausgebildet werden (= sukzedan). Doch werden bei manchen Gattungen, z. B. *Ceratophyllum*, *Magnolia*, *Anona*, *Aristolochia* usw. die Pollentetraden nach dem *Monocotylen*-Typus angelegt, während sie anderseits bei den *Orchidaceen*, *Dioscoreaceen* und *Iridaceen* u. a. m. nach dem *Dicotylen*-Typus gebildet werden.

Bemerkenswert ist ferner, daß im Gegensatz zu den *Monocotyledoneae* in fast allen Reihen sich Familien mit mehrzelligem Archespor vorfinden.

Die Endospermbildung erfolgt teils nach dem rein zellularen Typus, welcher als der primitivste anzusehen ist, teils nach progressiven Typen. Hier haben wir den Reduktionstypus von dem Komplikationstypus zu unterscheiden. Der Reduktionstypus ist vertreten durch ein Endosperm mit Basalapparat oder durch nukleares Endosperm; der Komplikationstypus besitzt meistens ein mittleres zellulares Endosperm und mikropylare (Endosperm-, Suspensor-, Synergiden-) Haustorien sowie chalazale (Endosperm-, Antipoden-) Haustorien.

1. Unterklasse.

Archichlamydeae (*Choripetalae* und *Apetalae*).

Das Endosperm wird entweder nach dem zellularen Typus, dem Basalapparattypus oder dem nuklearen Typus gebildet. Es sind fast immer zwei Integumente vorhanden. Die Archesporzelle teilt sich in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle. Der Nuzellus ist groß, er wird vom reifen Embryosack nicht völlig verdrängt und kann sogar im reifen Samen als Perisperm erhalten bleiben. Die Samenanlagen sind also krassinuzellat.

1. Reihe Verticillatae.

Die *Verticillatae* sind gekennzeichnet durch ein vielzelliges Archespor, ferner dadurch, daß sich mehrere Makrosporen einer Tetrade weiterentwickeln können, und endlich durch Chalazogamie.

Familie Casuarinaceae.

Von Treub (1891), der *Casuarina suberosa*, *C. Rumphiana* und *C. glauca* untersuchte, wurden die wesentlichsten Merkmale der Familie festgestellt. Seine Untersuchungen wurden durch Frye (1903) ergänzt und zum Teil richtiggestellt.

Zuerst bildet sich in den Samenanlagen, die mit zwei Integumenten und einer Mikropyle versehen sind, ein vielzelliges Archespor; dieses erzeugt ein kräftiges sporogenes Gewebe. Es können bis zu siebenhundert Embryosackmutterzellen ausgebildet werden. Von diesen gelangt aber nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl zur Entwicklung. Die Embryosackmutterzelle teilt sich und bildet vier Tochterzellen, von denen sich oft mehrere weiterentwickeln. Viele bringen es nur zu einem vergrößerten Kern, andere erreichen die verschiedensten Stadien bis zum reifen Embryosack. Die Zahl der reifen Embryosäcke in einer Samenanlage variiert von zwei bis zu zwölf. Die Embryosäcke werden auf normale Weise achtkernig. Der Eiapparat besteht aus einem Ei, das sich aber dem Aussehen nach nicht von den Synergiden unterscheidet, sowie aus zwei Synergiden. Die beiden Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung nicht. Die Antipoden wandern meistens in die langen Schläuche hinein, die die Embryosäcke am Chalazaende in das Nuzellusgewebe getrieben haben. Von Treub wurde angegeben, daß Antipoden bei *Casuarina* vollständig fehlen, während Frye normalerweise drei Antipoden fand.

Der Pollenschlauch wächst durch die Chalaza und dringt meist in einen der Antipodenschläuche ein, wo er bis zum Embryosack weiterwächst. Bei *Casuarina* wurde der erste Fall von Chalazogamie beobachtet. Der vegetative Kern des Pollenschlauches ist wesentlich größer als die beiden Spermakerne, die im Pollenschlauch rund erscheinen, bei der Befruchtung im Embryosack aber gestreckt sind. Der Pollenschlauch verzweigt sich häufig, bevor er in die Chalaza eindringt. Von allen reifen Embryosäcken wird nur ein einziger befruchtet; dieser liegt meist am mikropylaren Ende der Tetrade. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus.

Juel (1902, 1903) untersuchte eine unbestimmte algerische Art und *C. quadrivalvis*. Jede der zahlreichen Embryosackmutterzellen bildet vier Makrosporen. Die Zellen des Archespor unterscheiden sich durch ihre größeren Kerne und ihren dichteren Inhalt von den andern. Die haploide Chromosomenzahl liegt zwischen 8 und 12. An den Polen der atypischen Teilungen findet man Kinoplasmaansammlungen wie bei den Gymnospermen. Die weitere Entwicklung wurde nicht untersucht, doch schließt sich Juel in bezug auf die Entwicklung des Embryosackes, den Eintritt des Pollenschlauches und die Bildung des Embryo den Angaben Treubs an.

2. Reihe Piperales.

Das Endosperm wird bei den *Saururaceen*, *Chloranthaceen* und *Piperaceen* (ausgenommen *Piper*) durch sukzedane Zellteilung gebildet. Ob bei *Piper* die Endospermbildung nach dem nuklearen Typus oder dem *Helobiae*-Typus erfolgt, dürfte noch zu untersuchen sein; eigenartig erscheint es, daß die Antipoden noch im reifen Samen erkennbar sein sollen.

Familie Saururaceae.

Houttuynia cordata ist nach den Untersuchungen von Shibata und Miyake (1908) apogamisch. Selbst bei der Teilung des Pollenmutter-

zellkerns unterbleibt eine Reduktion der Chromosomenzahl. Die Zahl der Chromosomen beträgt infolgedessen im ganzen Entwicklungsgang der Pflanze 52—56.

Die Endospermbildung bei den *Saururaceen* erfolgt nach dem zellularen Typus.

Saururus cernuus wird von Johnson (1900) beschrieben. *Saururus* hat einen typischen angiospermen Embryosack. Der Antipodenteil des Embryosackes ist sehr vergrößert und dient anscheinend als Haustorium. Die Haploidzahl ist nach Täckholm und Söderberg (1918) 10.

Familie Piperaceae.

Archespor einzellig. Teilung in Deckzelle und Embryosackmutterzelle. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack. Bei *Piper* wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet, während bei *Peperomia* ein sechzehnkerniger Embryosack in verschiedener Ausbildung zur Entwicklung kommt. Das Endosperm wird nach dem zellularen Typus angelegt, aber in einigen Fällen (*Piper medium* und *P. betel* var. *monoicum*) durch freie Zellbildung.

Piper blandum. Schon Jönsson (1879) wies nach, daß die Embryosackzelle direkt zum Embryosack wird.

P. betel L. var. *monoicum* C. D. C. hat nach Johnson (1910) einen normalen achtkernigen Embryosack. Im Endosperm werden über hundert freie wandständige Kerne gebildet, ehe Zellwandbildung stattfindet. Mittlerweile vermehren sich die Antipoden bis zu hundert oder mehr, sie bleiben im Samen erhalten, aber enthalten ebenso wie das Endosperm nur wenig Nährstoffe (?). Die Haploidzahl ist 16.

P. medium Jacq. Nach Johnson (1902) teilt sich die Archesporzelle in Deckzelle und Embryosackmutterzelle, es findet die Teilung der Embryosackmutterzelle statt, unmittelbar nachdem das innere Integument die enge Mikropyle oberhalb des Nuzellus gebildet hat. Die beiden bei der Teilung entstandenen Kerne wandern an die beiden Pole, wo sich jeder einmal teilt. Die so entstandenen vier Kerne findet man oft dicht aneinanderliegend in der Mitte des Embryosacks, oder man findet in anderen Fällen je ein Paar in der Nähe der Pole. Die bei der nächsten Teilung entstandenen acht Kerne gruppieren sich alsbald in typischer Weise zur Bildung des fertigen Embryosacks. Die ziemlich große Eizelle und die beiden kleineren Synergiden besitzen im Embryosack gut markierte Zellwände. Der große primäre Endospermkern liegt in einer ansehnlichen Plasmaanhäufung in der Mitte des Embryosacks. Die deutlichen Antipoden sinken bald bis auf die Basis des Embryosacks herab. Ihre Anzahl scheint sich nie zu vermehren, aber sie persistieren noch in dem reifen Endosperm (?).

P. tuberculatum. Nach Fischer (1914) wird die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack. Dieser ist achtkernig.

P. subpeltatum. Nach Häuser (1916) werden zwei Integumente gebildet; die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack, eine Wandbildung zwischen den Makrosporen unterbleibt vollständig. Der reife Embryosack ist achtkernig. Die Haploidzahl ist 12 (Palm).

Der Embryosack von *Piper subpeltatum* wurde von Palm (1915) untersucht. Es kommt zuweilen im Vierkernstadium vor, daß bei der Zentralisierung des Vakuolensystems drei Kerne gegen das Chalazaende des Embryosackes gedrängt werden, für das mikropylare also nur ein Kern

übrig bleibt. Wie sich die Entwicklung eines solchen Embryosackes in der Folge gestaltet, geht aus dem Funde eines fünfkernigen Embryosackes hervor. Nur eine Synergide und eine Eizelle, also genau wie bei den *Peperomien*, sowie zwei Polkerne und eine kräftig entwickelte Antipode waren hier vorhanden. Aller Wahrscheinlichkeit nach hatte der einzelne mikropylare Kern ein Kernpaar hervorgebracht, während die drei chalazalen Kerne wegen Raummangels oder zufolge anderer Ursachen nicht die normalen Teilungen hatten ausführen können.

In den chalazalen Kernen des Embryosackes tritt oft eine mehr oder weniger starke Vermehrung der Chromosomen ein, und zwar findet dies in der Weise statt, daß die einzelnen Chromatinkörnchen nicht zu Chromosomen zusammentreten, sondern allem Anschein nach in der Regel sich jedes einzelne Chromatinkörnchen zu einem Chromosom entwickelt. Dies hat eine enorme Steigerung der haploiden Zahl über das Normale hinaus zur Folge. In vielen Fällen wurden statt der Normalzahl 12 bis zu 50 oder 60 Chromosomen gezählt. Die normalen Chromosomen im oberen Teile des Embryosackes sind meist bedeutend länger als die unteren, was mit ihrer abweichenden Entwicklung zusammenhängt.

Heckeria umbellata (L.) Knuth. hat nach Johnson (1902) meist drei, aber auch sechs bis acht Antipoden; nach den Zeichnungen handelt es sich um mehrkernige Zellen, da nicht alle Kerne durch Wände getrennt sind. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack.

Peperomia. Die ersten Mitteilungen über den Embryosack von *Peperomia* stammen von Jönsson (1881), der *Pep. reniformis* untersuchte. Seine Abbildungen zeigen bereits die fehlende Polarität der Elemente des Embryosackes und die unregelmäßige Verteilung der Kerne.

Während *Piper* zwei Integumente besitzt, hat *Peperomia* nur eins.

Im Gegensatz zu den Sympetalen teilt sich aber bei *Peperomia* die Archesporzelle in Deckzelle und Embryosackmutterzelle.

Durch die Untersuchungen von Campbell (1899, 1901, 1902) an *Peperomia pellucida* und Johnson (1900) an derselben Art, sowie die Beobachtungen Johnsons (1907, 1914) an *Peperomia hispidula*, ferner Browns (1908), sowie Fischers (1914) und Häusers (1916) an *Pep. magnoliifolia*, *P. marmorata*, *P. blanda* und *P. resedifolia* sind wir über den Entwicklungsgang der *Peperomien* genau unterrichtet.

Die Archesporzelle wird schon früh gebildet, ihre Teilung in die vordere Deckschichtinitiale und die hintere Embryosackmutterzelle geht erst im vielzelligen Nuzellus vor sich. Es wird nur ein Integument gebildet.

Jönsson (1881) stellte als erster fest, daß die Embryosackmutterzelle der *Peperomien* direkt zum Embryosack wird.

Bei der meiotischen Teilung unterbleibt entweder die Ausbildung von Zellwänden ganz oder die gebildeten Wände werden wieder aufgelöst. Der letztere Fall tritt z. B. bei *Pep. resediflora* und *blanda*, der erstere bei *Pep. marmorata* ein.

Die Endospermbildung erfolgt bei *Pep. hispidula* (Johnson 1907), *Pep. pellucida* (Johnson 1900, Campbell 1901) und *Pep. Sintensii* (Brown 1908) nach dem zellularen Typus.

Die Pollenkörner von *Peperomia* zeigen keine Besonderheiten, im Pollenschlauch wurden zwei spermaförmige, generative Kerne gefunden, doch wurde eine Verschmelzung nur mit dem Eikern sicher beobachtet,

während die gleiche Feststellung bei dem Endospermkern infolge der gleichzeitigen Verschmelzung so vieler Kerne auf große Schwierigkeiten stößt; immerhin ist sie nach den bisherigen Beobachtungen als sicher anzunehmen.

Die *Peperomien* zeigen sich zytologisch durch die Entwicklung des Embryosackes, des zellularen Endosperms und des Perisperms als sehr primitiv. Der sechzehnkernige Embryosack ist durch die Entwicklung nach dem *Lilium*-Typus bedingt; sein Auftreten bei *Peperomia* ist jedoch gegenüber dem achtkernigen Embryosack bei *Piper* bei gleichzeitig vorhandenem *Lilium*-Typus als primitiver zu bewerten, da hier erst ein simultaner Teilungsschritt ausgefallen ist, während bei *Piper* bereits zwei solche unterdrückt sind. Auch die Angaben über die Vermehrung der Antipoden bei *Piper* (selbst wenn es sich hier um ein basales Endosperm handeln sollte) und ferner die nukleare Endospermentwicklung bei einigen *Piper*-Arten zeigen, daß *Piper* zytologisch eine progressivere Form darstellt. Ganz besonders ist aber die Verteilung der Kerne bzw. Zellen im Embryosack von *Peperomia* als primitiv zu werten. Das Auftreten nur einer Synergide, die verspätete Zellbildung um diese, die fehlende Differenzierung der übrigen Kerne bei *Pep. hispidula* zeigen an, daß hier die „freie Zellbildung" sich nur auf das Archegonium erstreckt, während die Prothalliumkerne noch nicht die Spezialdifferenzierung des typischen angiospermen Embryosackes angenommen haben. Bei anderen *Peperomien* finden wir bereits die Ausbildung von Antipoden, also eine „freie Zellbildung" auch im Prothallium.

Als primitivste Form dürfte *Pep. hispidula* anzusprechen sein, deren Embryosackentwicklung im folgenden angegeben sei:

Pep. hispidula. Die einzige Samenanlage hat nur eine einzige subepidermale Archesporzelle, die sich in eine Deckelzelle und die Makrosporenmutterzelle teilt. Die Makrosporenmutterzelle bildet keine Tetraden, sondern wird direkt zum Embryosack. Im vierkernigen Embryosack sind die Kerne kreuzförmig gelagert; einer von ihnen befindet sich immer in dem Mikropylarende des Embryosackes. Im achtkernigen Stadium findet man zwei Kerne am Mikropylarende, während die anderen 6 cm an der breiteren Basis des Embryosackes liegen. Sämtliche acht Kerne teilen sich noch einmal und bilden so einen sechzehnkernigen Embryosack. In diesem Stadium liegen vier Kerne am Mikropylarende, die anderen zwölf an der Basis zu einer mehr oder weniger kompakten Gruppe vereinigt. An der Spitze des Embryosackes verdichtet sich jetzt das Zytoplasma um zwei von den vier Kernen und später werden diese beiden Kerne durch je eine Zellwand abgegrenzt. Eine dieser Zellen bildet die Eizelle, die andere ist als einzig vorhandene Synergide aufzufassen.

Die beiden anderen freien Kerne an der Spitze des Embryosackes bewegen sich jetzt der Mitte zu, wo sie mit den zwölf anderen von der Basis des Embryosackes in Berührung treten. Diese vierzehn Kerne verschmelzen zur Zeit der Befruchtung zu einem einzigen großen Endospermkern. Die Haploidzahl ist 12—14 (Johnson 1907, 1914).

Pep. pellucida. Die sechzehn Kerne des Embryosackes verteilen sich etwas anders als wie bei *Pep. hispidula.* Anstatt vierzehn Kerne verschmelzen nur acht zum sekundären Embryosackkern, während die übrigen sechs an der Seite des Embryosackes liegen bleiben und durch dünne Zellwände abgegrenzt werden. Bei diesen sechs Kernen finden keine Kern-

verschmelzungen statt. Die einzige Synergide ist, wie aus der Lage der Spindel hervorgeht (Johnson 1900), die Schwesterzelle der Eizelle. Zuerst umgibt sich nur die Eizelle mit einer Zellwand und erst zur Zeit der Befruchtung bildet auch die Synergide eine Zellwand aus. Die Pollenkörner sind zweikernig. Der Pollenschlauch wächst durch die Mikropyle zum Embryosack.

Bei *Pep. pellucida* werden nach Brown (1908) in den Spindeln der ersten beiden Teilungen im Embryosack Zellplatten angelegt, während bei *Pep. arifolia* und *Sintensii* sich die Zellplattenanlage zu deutlichen Wänden entwickelt. Bei den letztgenannten Arten bilden acht freie Kerne den Endospermkern, während von den anderen acht durch Zellwände abgegrenzten einer den Eikern bzw. Eizelle, ein anderer die einzige Synergide liefert und die anderen sechs Zellen — die Antipoden — degenerieren. Die Haploidzahl ist 10—12.

Brown tritt dafür ein, daß die ersten vier Kerne im Embryosack von *Peperomia* den vier Makrosporen entsprechen.

Pep. Verschaffeltii Lem. Nach Abele (1923) erfolgt die Pollentetradenbildung nach dem simultanen Typus. Die reifen Pollen sind zweikernig. Die Tapetenzellen sind einkernig.

Das Archespor ist einzellig; es wird eine Deckzelle abgegeben. Bei den Teilungszuständen der Embryosackkerne werden vorübergehende Zellplatten angelegt, zu einer Wandbildung kommt es jedoch nicht. Die Zahl der Chromosomen beträgt 12. Der reife Embryosack besitzt 16 Kerne. Es sind eine Eizelle und eine Synergide vorhanden. Die übrigen 14 Kerne liegen frei ohne eine regelmäßige Verteilung im Plasma. Kernverschmelzung wurde nicht beobachtet.

Pep. incana. Nach Abele (1924) ist die Haploidzahl 11. Der Embryosack enthält 16 Kerne, davon 1 Eikern, 1 Synergide und 14 freie Kerne. Verschmelzung von Polkernen oder Antipodenbildung wurde nicht beobachtet. Möglicherweise verhalten sich *Pep. incana* und *Pep. Verschaffeltii* wie *Pep. hispidula.*

Pep. metallica L. Linden et Rodigas verhält sich in fast allen Punkten: Mikrosporogenese, Archespor, Deckzelle, Chromosomenzahl, wie *Pep. Verschaffeltii.* Der reife Embryosack besitzt 16 Kerne, 1 Eizelle, 1 Synergidenkern, 6 Endosperminitialkerne und 8 Antipodenkerne (Abele 1923).

Pep. magnoliifolia zeigt nach Häuser (1916) den gleichen Entwicklungsgang wie *Pep. pellucida.* Die haploide Chromosomenzahl ist 12.

Pep. Sintensii. Von Brown (1908) wurde die haploide Chromosomenzahl 8 ermittelt. Bemerkenswert ist die Angabe von Brown (1910), daß bei der Befruchtung zwischen den Geschlechtskernen ein Stückchen Zytoplasma eingeschlossen wird. Eine gleiche Angabe machte später Němec bei *Gagea.*

Pep. resediflora besitzt nach Häuser (1916) 12 haploide Chromosomen.

Von Fischer (1914) wurden *Pep. reflexa* A. Dietr., *Pep. verticillata* A. Dietr., *Pep. scandens* Ruiz et Pav., *Pep. metallica* Lind. et Rod., *Pep. blanda* H. B. K., *Pep. galioides* H. B. K. und *Pep. Fraseri* var. *resediflora* C. D. C. untersucht. Es fand sich im Verlauf der ersten und zweiten Kernteilung der Embryosackmutterzelle, die sich direkt zum Embryosack entwickelt, das Auftreten stark ausgebildeter Zellplatten und später wieder verschwindender Membranen.

Der reife sechzehnkernige Embryosack enthält eine Eizelle, eine Synergide, sechs bis neun freie Kerne verschmelzen zum sekundären Embrosackkern, die übrigen Kerne bilden wandständige Zellen aus.

Familie Chloranthaceae.

Endospermbildung zellular. Zwei Integumente. Schichtzelle. Pollentetradenbildung nach dem simultanen Typus.

Hedyosmum nutans. Das Endosperm wird nach Johnson (1905) durch sukzessive Zellteilung gebildet. Die Embryosackentwicklung schildert Edwards (1920). Archespor einzellig, eine Deckzelle wird abgegeben, die eine Reihe von axialen Zellen liefert. Es werden zwei Integumente gebildet, drei bis vier Makrosporen, von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack führt. Endosperm zellular. Pollentetradenbildung simultan. Pollen zweikernig.

H. arborescens. Die Entwicklung ist nach Edwards (1920) gleich der von *H. nutans.*

3. Reihe Salicales.

Es ist ein mehrzelliges Archespor vorhanden, wovon sich meist nur eine Zelle zur Makrospore entwickelt. Häufig entwickeln sich auch mehrere Archesporzellen weiter. Es wird eine Schichtzelle abgegeben. Die Tetradenbildung ist unvollständig; es findet nur ein Teilungsschritt statt. Die untere der beiden Tochterzellen wird zum Embryosack. Der Embryosack durchbricht den Nuzellus und dringt in die Mikropyle ein. Bei *Populus tremula* und *P. canadensis* findet Aporogamie statt, bei *Salix* Porogamie. Bei *P. canescens* und *P. canadensis* kommen zwei Integumente vor; das innere ist nur schwach ausgebildet; bei *P. alba* und *P. tremula* sowie bei *Salix* findet sich nur ein Integument. Die Endospermbildung findet nach dem nuklearen Typus statt. Der Embryosack ist normal. Die Pollenkörner zeigen keine Besonderheiten.

Familie Salicaceae.

Jönsson (1881) untersuchte *S. caprea, S. aurita, S. purpurea* und *S. fragilis.* Eine Archesporzelle teilt sich in Deckzelle und Makrosporenmutterzelle. Es bilden sich anscheinend vier Tochterzellen, von denen die innerste zum Embryosack wird.

Der reife Embryosack zeigt ein ganz normales Aussehen. Oben liegen die Synergiden, darunter die große Eizelle, gleichfalls im oberen Teile der aus den Polkernen hervorgegangene Endospermkern. Die drei Antipoden besitzen normale Größe und liegen im unteren Ende des langgestreckten Embryosackes.

Chamberlain (1897) untersuchte eine große Anzahl von *Salix*-Arten, besonders *S. petiolaris, S. glaucophylla, S. tristis, S. discolor* und *S. cordata.*

Die Pollenkörner zeigen keine Besonderheiten. Die generative Zelle ist langgestreckt.

Die Archesporzelle entsteht aus einer subepidermalen Zelle an der Nuzellusspitze. Manchmal findet man zwei oder drei Archesporzellen, aber nur selten entwickelt sich mehr als eine. Die primäre Schichtzelle bildet gewöhnlich eine Reihe von drei bis vier Zellagen, doch manchmal teilt sie sich auch nicht. Die Makrosporenmutterzelle bildet gewöhnlich ein bis

zwei Makrosporen, manchmal entwickelt sich jedoch der Embryosack direkt aus der Makrosporenmutterzelle. Es wird ein normaler achtkerniger Embryosack gebildet. Die Antipoden sind sehr vergänglich, so daß sie oft nicht zu finden sind. Unter einigen hundert reifen Embryosäcken konnte nur in sechs Fällen die Anwesenheit von Antipoden festgestellt werden. Die Synergiden besitzen einen gutentwickelten Fadenapparat. Der Eiapparat dringt aus dem Nuzellus hervor und wächst in die Mikropyle hinein. In wenigen Fällen wurde beobachtet, daß die Synergiden erhalten blieben, bis der Embryo bereits die Keimblätter ausgebildet hatte.

Es findet keine Chalazogamie statt, sondern der Pollenschlauch dringt in die Mikropyle ein, die durch das Vordringen der Synergiden geöffnet wird. Die Verschmelzung der Polkerne findet vor der Befruchtung statt. Die Teilung des Endospermkerns erfolgt vor der Teilung der Eizelle. In einem Falle hatte jedoch der Embryo bereits die Keimblätter entwickelt, ohne daß eine Teilung des Endospermkerns stattgefunden hätte. Die Endospermbildung findet nach dem nuklearen Typus statt.

Bei *Salix petiolaris* wurden Samenanlagen gefunden, in denen sich Pollenkörner entwickelten, und zwar wurde dies Vorkommen drei Jahre hintereinander festgestellt, woraus sich eine gewisse Anpassung ergibt.

Populus monilifera. Chamberlain (1897) fand Pollenkörner, in denen sich der vegetative Kern geteilt hatte, nachdem eine normale generative Zelle abgegeben war.

Bei *Populus tremula* und *P. canadensis* ist immer ein mehrzelliges Archespor vorhanden, wovon sich in der Regel zwei Archesporzellen bis zur Embryosackmutterzelle entwickeln, von denen aber nur eine einen befruchtungsfähigen Embryosack liefert. Häufig jedoch werden auch zwei oder sogar drei Embryosäcke ausgebildet. Das Tapetum besteht aus zwei, drei und mehr Schichten, ist aber zum Unterschied von *Salix* immer zweireihig. Die Tetradenteilung ist unvollständig; es findet nur ein Teilungsschritt statt. Die innere der beiden Tochterzellen wird zum Embryosack. Die Antipoden sind nur von sehr kurzer Dauer und degenerieren vor der Befruchtung. Zwischen den Synergiden befindet sich ein schmaler Spalt, der nach der Mikropyle hin offen ist. Die beiden Polkerne vereinigen sich vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern. Der Embryosack durchbricht den Nuzellus und dringt in die Mikropyle ein. *Populus canadensis* besitzt wie *P. canescens* zwei Integumente, wovon das innere stark reduziert ist. *P. tremula* und *P. alba* haben nur ein Integument. Es herrscht bei den unbefruchteten Blüten Parthenokarpie.

Der Pollenschlauch dringt von der Fruchtknotenwand aus seitlich in die Samenknospe ein, wächst innerhalb des Integuments nach dem mikropylaren Ende zu, vermeidet aber die Mikropyle, indem es sie im Halbkreis umgeht und sich dann wieder nach dem chalazalen Ende zu wendet, um von der Seite her in den Eiapparat einzudringen. Es herrscht also Chalazogamie im wahren Sinne. Vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet ist der Wachstumsmodus des Pollenschlauches als Übergang von Chalazogamie zur Porogamie aufzufassen (Graf 1921).

Salix multinervis. Nach Ikeno (1922) kommt gelegentlich Apomixis vor, ob Parthenogenesis oder Nuzellarembryonie vorliegt, konnte nicht entschieden werden. Die Apomixis kann autonom sein oder durch den Reiz des Pollenschlauches induziert werden. Der Grund liegt aber nicht in

Pollensterilität, denn dieser ist zu etwa 98 % fertil. Die apomiktisch entstandenen Pflanzen erwiesen sich alle (50 Stück) als weiblich.

Salix viminalis × *multinervis*. Die Bastarde zeigen nach Nohara (1924) eine ganz unregelmäßige Verteilung des Geschlechts. Die Blüten eines Individuums können männlich, weiblich, hermaphrodit und androgyn sein. Im Exsikkator behält *Salix*-Pollen, kühl und dunkel aufbewahrt, 72 Tage seine Keimfähigkeit. Chloroformdampf tötet den Pollen schnell, Ätherdampf wird auch bei 20stündiger Einwirkung vertragen.

Über die Chromosomenverhältnisse der *Salicaceae* berichten Blackburn und Harrison (1924).

Die Grundzahl der Chromosomen bei den *Salicaceae* ist 19.

Unter den *Salices* fanden sich diploide, tetraploide und hexaploide Formen.

Salix triandra hat eine Form mit 22 Chromosomen.

S. phylicifolia hat die Haploidzahl 44. Es tritt also noch eine Kardinalzahl auf.

Populus besitzt diploide und tetraploide Formen.

S. fragilis, *S. aurita* und *S. Andersoniana* zeigen Abnormitäten bei der Reduktionsteilung, die Verdacht auf Bastarde hervorrufen.

Diese Abnormitäten waren aber durchaus nicht so groß wie bei den *Rosen*.

Von drei *Salix*-Bastarden verhielten sich zwei während der Reduktionsteilung normal, einer nicht.

S. viminalis × *purpurea* (normal), *S. caprea* × *lanata* (normal), *S. aurita* × *phylicifolia* nicht normal.

Populus und *Salix* ♂ scheinen Heterochromosomen zu besitzen.

Salix caprea läßt sich leicht von *S. cinerea* und *S. aurita*, ferner *S. Andersoniana* von *S. phylicifolia* auf Grund der Chromosomenzahl unterscheiden.

Chromosomenzahlen:

I. *Pleiandrae: Salix triandra* L. „Normalrasse“ n = 19
„ *lucida*
„ *pentandra*
„ „ var. *angustifolia*
„ *fragilis* und 1. Var. } n = 38 (tetraploide Formen)
„ *alba*

II. *Diandrae: Salix daphnoides*
„ *purpurea*
„ *viminalis*
„ *Caprea*
„ *repens*
„ *myrsinitis*
„ *lanata* } n = 19
Salix aurita
„ *cinerea* } n = 38
Salix Andersoniana, n = 57 (hexaploide Form).

Bei einer zweiten Reihe ist die Grundzahl 22.
Salix triandra, n = 22
„ *phylicifolia*, n = 44 (tetraploide Form).

Populus tremula L. Haploidzahl 19 (Blackburn und Harrison 1924), nach Graf (1921) 4 (?).

P. nigra L. Haploidzahl 19 (Blackburn und Harrison 1924).

P. balsamifera L. Haploidzahl 38, also eine tetraploide Art (Blackburn und Harrison 1924).

P. trichocarpa. Von Meurman (1925) wurden Geschlechtschromosomen nachgewiesen. Die Haploidzahl ist 19.

P. Simoni. Auch für diese Art gibt Meurman (1925) Geschlechtschromosomen an.

P. balsamifera. Die Haploidzahl ist nach Meurman (1925) 19.

P. canadensis. Nach Graf (1921) ist die Haploidzahl 4 (?).

4. Reihe Garryales.

Ein vollständiges oder unvollständiges Integument. Zytologische Untersuchungen fehlen.

5. Reihe Myricales.

Die *Myriaceen* haben keine Chalazogamie und bilden einen völlig normalen achtkernigen Embryosack. Im einzigen Integument sowie im Nuzellus verlaufen Leitbündel.

Familie Myricaceae.

Myrica rubra. Über die Wurzelanschwellungen berichtet Shibata (1902).

M. Lobii. Treub (1911) fand, daß diese *Myrica*-Art nicht chalazogam ist und sich in der Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und in den Befruchtungsverhältnissen eng an den gewöhnlichen Angiospermentypus anschließt.

M. gale. Von Kershaw (1909) wurde diese Art untersucht, weil bei den neueren Diskussionen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Angiospermen wiederholt die Vermutung ausgesprochen wurde, daß vielleicht innerhalb der *Myricaceae* doch noch Chalazogamie und weitere entwicklungsgeschichtliche Anklänge an *Casuarina* gefunden werden könnten. Doch zeigt *M. gale* im wesentlichen das gleiche Verhalten wie *M. Lobii.*

Der Nuzellus der jungen Samenanlage enthält eine einzige Embryosackmutterzelle, aus deren unterster Makrosporenzelle ein völlig normaler achtkerniger Embryosack hervorgeht. Der zwei männliche Kerne enthaltende Pollenschlauch nimmt seinen Weg durch eine Mikropyle und dringt durch den Scheitel des Nuzellus zum Eiapparat des Embryosackes vor.

Die Samenanlage zeigt jedoch einige Besonderheiten. Der Nuzellus der aufrechten Samenanlage erhebt sich auf kurzem Stiel völlig frei innerhalb des einzigen Integumentes. Dieses wird von der Chalaza aus gegen den oberen Rand hin von acht bis neun Leitbündeln durchzogen; auch im Nuzellus befindet sich ein Überrest eines Leitbündels.

6. Reihe Balanopsidales.

Ein Integument. Zytologische Untersuchungen liegen nicht vor.

7. Reihe Leitneriales.

Zwei Integumente, einzelliges Archespor, vier Makrosporen. Endospermbildung nuklear, Perisperm.

Familie Leitneriaceae.

Leitneria floridana. In der Samenanlage findet sich ein einzelliges Archespor. Es werden vier Makrosporen gebildet, von welchen sich die innerste zu einem normalen Embryosack entwickelt. Das Endosperm wird durch freie Kernteilung gebildet, es bildet nur eine dünne Lage, die von wenigen Lagen Perisperm umgeben ist (Pfeiffer 1912).

Es sind zwei Integumente vorhanden. Nachdem Zellbildung im Endosperm eingesetzt hat, zeigen sich vor allem die Zellen an der Chalaza besonders groß, die Kerne sind hier sehr groß und von unregelmäßiger Form, die möglicherweise auf Verschmelzung mehrerer Kerne zurückzuführen ist.

8. Reihe Juglandales.

Die *Juglandales* haben einen normalen achtkernigen Embryosack. Die Befruchtung erfolgt durch Chalazogamie.

Familie Juglandaceae.

Ein Integument, Archespor fast stets einzellig, vier Makrosporen, Endosperm nuklear.

Juglans. Von Karsten (1902) wurden *Juglans regia, cordiformis, nigra* und *Pterocarya fraxinifolia* untersucht. Aus den Teilungen der Embryosackmutterzelle entstehen im allgemeinen drei bis vier Tochterzellen, von denen sich nur eine der beiden chalazalen zum Embryosack weiterentwickelte.

Für *J. regia* wird ein recht umfangreiches Archesporgewebe mit Zellen verschiedenen Entwicklungszustandes, von ungeteilten Archesporzellen bis zu Makrosporen im Zweikernstadium angegeben. In bezug auf *J. cordiformis* behauptet Karsten in einer sehr erheblichen Zahl von Fällen zwei vollkommen fertig ausgebildete Embryosäcke in der Mittellinie des Nuzellus hintereinander gefunden zu haben. Vielfach lagen sie unmittelbar aneinander, sie waren dann offenbar den Abkömmlingen einer Embryosackmutterzelle entsprossen.

Die maßgebende Arbeit von Nawaschin und Finn (1913) über *Juglans regia* enthält außer einer Bestätigung der Angaben von Nicoloff (1904/05) Richtigstellung der Mitteilungen von Karsten (1902) und die ausführliche Bearbeitung der Beobachtungen von Nawaschin (1895, 1897). Die fast stets nur in Einzahl vorhandene Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, von denen sich die innerste zum Embryosack entwickelt. Gelegentlich wird auch das Auftreten einer zweiten Embryosackmutterzelle beobachtet. Die Entwicklung des Embryosackes verläuft durchaus in für die Angiospermen typischer Weise. Es wird nur ein Integument gebildet. Die Synergiden besitzen große Vakuolen; die Antipoden liegen beim reifen Embryosack in einem Antipodenschlauch übereinandergelagert.

Der Pollenschlauch steigt innerhalb der Fruchtknotenwandung interzellular hinab, indem er nur selten in die spaltenförmige Fruchtknotenhöhle hinausragt, dringt alsdann in den flügelartigen Auswuchs der Basis der Samenanlage hindurch und durch die Chalaza in den Nuzellus hinein. Die Pollenschläuche verzweigen sich häufig, doch bleiben diese Seitenzweige nur kurz.

Den Embryosack erreichen mehrere Pollenschläuche, von denen einige ihren Inhalt in dem Embryosack entleeren. Das Zytoplasma der generativen Zelle wird nach der Bildung der Spermakerne zu einer homogenen Hülle umgewandelt, in deren Innern sich die beiden Spermakerne auch noch innerhalb des Embryosackes auffinden lassen. Von Nawaschin wird diesem Befunde eine besondere Bedeutung beigemessen, da er diese Zelle für homolog mit der zweikernigen generativen Zelle der Koniferen und dementsprechend als primitives Merkmal ansieht.

Im Innern des Embryosackes wird die zweikernige Zelle biskuitförmig und die eingeschlossenen Spermakerne nehmen jetzt eine differenzierte Struktur an, während sie sich vorher ganz homogen färbten.

Bei der Befruchtung werden bei *Juglans* beide Synergiden, manchmal sogar vor der Befruchtung, getrübt. Es dringen mehrere Spermakerne in den Embryosack ein. Die überzähligen Spermakerne degenerieren später allmählich. In der Nähe der Eizelle, deren Kern sich zur ersten Teilung bereits anschickt, bemerkt man tief mit Hämatoxylin blaugefärbte Körper, die paarweise in Vakuolen veränderlicher Form verteilt liegen.

Die Polkerne verschmelzen während der Befruchtung. Allem Anschein nach stellen die Synergiden im Embryosack der *Juglans*-Arten kein sezernierendes, zum Anlocken der Pollenschläuche speziell eingerichtetes Organ dar; auch erweisen sie sich als wenig dauerhaft, da sie sofort nach der Eibefruchtung zugrunde gehen. Ähnlich verhalten sich auch die Antipoden.

Die Pollenschläuche wachsen im Gegensatz zu dem Verhalten der porogamen Angiospermen auch in den Nuzellus solcher Samenanlagen hinab, deren Embryosack nicht zur Entwicklung gelangt ist. Es ist daher nicht ein vom Embryosack ausgehender Reiz, der die Richtung der Pollenschläuche beeinflußt.

Für *J. californica* sowie deren Varietät *quercina* gibt Babcock (1915) die Haploidzahl 17 an.

Carya olivaeformis. Von Billings (1903) wurde Chalazogamie nachgewiesen. Der Pollenschlauch verläuft genau, wie es Nawaschin für *Juglans regia* beschreibt.

9. Reihe Batidales.

Zytologische Untersuchungen liegen nicht vor.

10. Reihe Julianales.

Ein Integument.

Familie Julianaceae.

Kershaw (1909) sieht in den Gefäßbündeln, die im Integument vorkommen, eine Verwandtschaft von *Juliana* mit *Juglans*, ganz besonders aber in dem bei beiden Arten sich findenden Obturator an der Basis der Samenanlage.

Die vermutete Beziehung zu den *Anacardiaceae* könnte vielleicht in den bei *Mangifera* gleichfalls vorkommenden Gefäßbündeln im Integument eine Stütze finden, doch fehlt bei *Mangifera* ein Obturator.

11. Reihe Fagales.

Das Archespor ist vielzellig.

Familie Betulaceae.

Ein Integument vorhanden. Es findet Chalazogamie statt.

Corylus avellana. Die Entwicklungsgeschichte wird von Nawaschin (1899) beschrieben. Das Hauptkennzeichen bildet die große Anzahl von sporogenen Zellen, die sich zu einer ganzen Anzahl mehr oder weniger entwickelter Embryosäcke ausbilden. Sämtliche Makrosporen können, wie schon Benson (1894) festgestellt hatte, zum Embryosack werden, obgleich die unterste oder die unteren Makrosporen in dieser Beziehung bevorzugt werden. Nur ein Embryosack wird befruchtet, obwohl häufig mehrere reife Embryosäcke vorhanden sind. Die Befruchtung ist chalazogam. Der Pollenschlauch dringt bis zum Eiapparat vor, wo er sich entleert.

Einige sporogene Zellen wandeln sich in Tracheiden um.

Die Antipoden degenerieren nach der ersten Teilung des Endospermkerns. Eine Synergide trübt sich und degeneriert, die andere bleibt noch eine Zeitlang erhalten.

Die Antipodengruppe besteht aus drei Zellen, die sich zunächst an der Basis des Embryosackes befinden, bei der Vergrößerung desselben aber in eine seitliche Stellung gelangen, so daß sie zur Zeit der Befruchtung dem Mikropylarende des Embryosackes viel näher liegen als dem Chalazaende. Außerdem beobachtete Nawaschin, daß sich erst, nachdem der Pollenschlauch bis zum Embryosack vorgedrungen war, aus den darin enthaltenen Kernen ein normaler Eiapparat entwickelte.

Carpinus betulus. Nach Nawaschin und Finn (1913) wird ein mächtiges sporogenes Gewebe gebildet.

Die „doppelte Befruchtung" wurde von Benson (1906) beschrieben. Ein sehr merkwürdiges Verhalten des Pollenschlauches haben Benson, Sanday und Berridge (1900) bei *Carpinus* beschrieben. Dieser soll nämlich, aus der Chalazaregion kommend, in der mittleren Höhe des Embryosackes einen kleinen Ast aussenden, durch welchen der eine Spermakern für den Zentralkern abgegeben wird, und dann zum oberen Ende des Embryosackes weiterwachsen, um hier den für die Eizelle bestimmten Kern ausschlüpfen zu lassen. Der generative Kern ist wurmförmig und gedreht. Beim Verlassen des Pollenschlauches nimmt er an Größe zu. In einem Falle wurden zwei Eizellen durch zwei Äste desselben Pollenschlauches befruchtet.

Betula und *Alnus.* Die Entwicklungsgeschichte von *Alnus alnobetula* und *Betula* wird von Wolpert (1909) beschrieben. Die Ausbildung der Samenanlagen, die Embryosackentwicklung und die Befruchtung verläuft bei beiden Arten gleich. Von den vier Makrosporen wird die chalazale zum achtkernigen Embryosack. Ferner berichtet Wolpert über die zytologischen Verhältnisse der Mykorrhiza von *Alnus.*

Nach Nawaschin und Finn (1913) ist es eine gar nicht seltene Erscheinung, daß im Nuzellus von *Betula* und *Alnus* zwei Embryosäcke zur Entwicklung gelangen.

Bei den Wurzelanschwellungen von *Alnus incana* var. *glauca* Ait. nimmt nach Shibata (1902) zu Anfang der Pilzinfektion der Zellkern an Volum bedeutend zu. Ein dichter Plasmaklumpen erscheint bei dem Kern. In diesem Klumpen treten zahlreiche tropfenartige „Sekretkörperchen" auf, die nach beendeter Pilzverdauung wieder verschwinden.

Familie Fagaceae.

Zwei Integumente sind vorhanden.

Fagus silvatica. Nach Benson (1894) findet sich ein sporogenes Gewebe, doch entwickelt sich fast stets nur eine Embryosackmutterzelle weiter.

Quercus velutina Lam. Nach Conrad (1900) werden zwei Integumente gebildet. Ein Archesporgewebe von zwanzig bis sechzig Zellen wird angelegt, gewöhnlich entwickelt sich nur eine davon weiter und bildet anscheinend vier Makrosporen. Der Embryosack ist normal achtkernig; die Antipoden degenerieren bald. Das Endosperm wird durch freie Kernteilung gebildet. Die Pollenkörner sind zweikernig.

Castanea vulgaris (*C. sativa*). Es bildet sich nach Benson (1894) ein vielzelliges Archespor. Der Embryosack liegt unmittelbar unter den Schichtzellen und wir finden zwei Schwesterzellen der Makrospore in derselben Reihe, die manchmal zweikernig sein können. Gelegentlich vollführen diese Zellen auch weitere Teilungen.

Die Antipoden von *Castanea* bilden nach Benson (1888) eine aus sechs Zellen bestehende lange Reihe, die in dem sehr engen Ende des Embryosackes liegt. Die Antipoden können manchmal die Zahl 6 überschreiten. In der großen untersten Zelle der Antipodengruppe finden sich mehrere Kerne. (Sollte es sich hier möglicherweise um einen Basalapparat handeln?)

12. Reihe Urticales.

Die Befruchtung erfolgt durch Chalazogamie. Endosperm nuklear. Pollen zweikernig oder dreikernig.

Familie Ulmaceae.

Es findet Chalazogamie statt (Nawaschin 1898), doch ist hier schon insofern ein Unterschied, als der Pollenschlauch gewöhnlich nicht von der Chalaza aus, sondern seitlich durch die beiden Integumente und den Scheitel des Nuzellus zum Embryosack vordringt. Diese Fälle, die sich bei den *Urticales* allgemein finden, betrachtet Nawaschin phylogenetisch als Übergang von Chalazogamie zur Porogamie.

Der Inhalt des reifen Embryosackes zeigt nicht selten Anomalien in der Zahl seiner Zellen bzw. Kerne.

Ulmus americana besitzt nach Shattuck (1905) dreikernige Pollenkörner, d. h. der Kern der generativen Zelle teilt sich bereits vor der Keimung des Pollenkorns. Shattuck glaubt, daß im Pollenkorn zwei generative Zellen vorhanden seien, im Pollenschlauch findet er nur die nackten Kerne, im Embryosack will er aber wieder eine kleine zugehörige Zytoplasmamenge gefunden haben. Die Embryosackbildung folgt dem *Lilium*-Typus. Es werden häufig mehr als acht Kerne gebildet und häufig verschmelzen drei oder vier Kerne zum Endospermkern. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet. Es kommen sehr häufig Unregelmäßigkeiten in der Embryosackausbildung vor, so liegen sehr häufig mehr als acht Kerne ohne polare Anordnung im Embryosack, oder aber an beiden Polen wird eine Eizelle ausgebildet, die sich beide zum Embryo entwickeln können. Eine Pseudopolyembryonie kann auch durch Befruchtung zweier in derselben Samenanlage gewachsener Embryosäcke auftreten. Es finden sich auch oft eine größere Anzahl von Antipoden.

Der Pollenschlauch tritt gewöhnlich durch die Mikropyle ein, doch wurde beobachtet, daß er auch den Nuzellus an verschiedenen Stellen durchdringt und sogar unterhalb des Funiculus eintreten kann.

Es dürfte sich bei dem Auftreten von mehr als acht Kernen im Embryosack um Entwicklung zweier Makrosporen handeln, bei denen infolge Umkehrung der Polarität die Embryonen entgegengesetzt orientiert sind, wie z. B. bei *Cardamine* und vielleicht *Aster novae Angliae*.

Familie Moraceae.

Es findet Chalazogamie statt.

Morus. Tahara (1910) untersuchte die Kernteilungen der Embryosack- und Pollenmutterzellen der wildwachsenden *Morus indica* L. und einige Gartenvarietäten von *Morus alba* L. Die haploide Chromosomenzahl von *Morus indica* ist 14, darunter ist stets ein sehr dickes Chromosom zu finden, das in der homöotypischen Kernplatte stets einem anderen Chromosom anhaftet.

Während die gewöhnlichen Gartenvarietäten von *Morus alba* ebenfalls 14 als haploide Chromosomenzahl besitzen, zeigt die Varietät *„Shirowase“* 40—50 als diploide und anscheinend 17 als haploide Zahl. Jedenfalls konnte Tahara beim Gametophyten niemals 20—25 Chromosomen zählen. Nach Osawa (1916) (mitgeteilt von Ishikawa 1916) zeigen Hybriden zwischen *M. bombycis*, *M. alba*, *M. indica* und *M. multicaulis* die Haploidzahl 14. Ferner finden sich viele triploide Rassen, darunter auch *M. alba* var. *„Shirowase“* mit der somatischen Zahl 42.

Dorstenia. Nach Modilewski (1908) ist die Mikropyle völlig zugewachsen. Die Antipoden vermehren sich, verschwinden aber später.

Sowohl bei *D. drakiana*, wie bei *D. contrayerva* findet Apogamie statt.

Ficus carica L. Obgleich für *Ficus carica* L. häufig parthenogenetische Fortpflanzung angenommen wurde, konnten Eisen (1896) und Longo (1905) nachweisen, daß bei ausbleibender Bestäubung keine einzige weibliche Blüte eine samenhaltige Frucht liefert.

Die Bildung der Früchte ist parthenokarp. Der Embryosack entwickelt sich normal. Bei den meisten Samenanlagen fand sich nach Tischler (1912), obwohl eine Befruchtung gänzlich ausgeschlossen war, ein Endosperm vor. Von Wichtigkeit ist ferner die Beobachtung, daß sich in einigen Fällen die Eizelle „parthenogenetisch“ zu einer riesigen bis zu 132 Kerne zählenden polyenergiden Zellen entwickeln kann. Eigentümliche Störungen in der Endospermbildung kommen dadurch zustande, daß ein ungleichmäßiges Vorschreiten der Gewebebildung von der Peripherie gegen die Höhlung wohl abgegrenzte Gewebekomplexe bedingt. Die reifen Endosperme zeigen die typischen Erscheinungen der Selbstverdauung.

Leclerc du Sablon (1908) berichtet eingehender über die Vorgänge, die bei der parthenogenetischen Endospermbildung von *Ficus carica* zu beobachten waren. Im kleinen wurden Abweichungen gegenüber dem normalen Verlauf festgestellt. Die Bildung der Zellwände zwischen den Kernen des Embryosackwandbeleges trat verspätet auf und erfolgte unregelmäßig derart, daß stets mehrere Kerne in einer Zelle eingeschlossen waren. Dabei sollen sich häufig Amitosen finden. Letzteres behauptet ebenfalls Longo (1909), da er niemals Mitosen sah.

In dem sehr seltenen Fall, wo eine Befruchtung eintritt, unterscheidet sich nach Leclerc du Sablon das normale Endosperm von dem

parthenogenetischen durch das frühzeitige Auftreten von Zellwänden und durch das Vorhandensein von nur einem Kern in jeder Zelle.

F. hispida L. fil. King (1887) stellte fest, daß die Mehrzahl der Blüten ohne Bestäubung fertil ist. Nähere zytologische Untersuchungen liegen nicht vor.

F. Roxburghii Wall. Cunningham (1888) erbrachte den Nachweis von Adventivembryobildung durch Nuzellarsprossung. Doch entwickeln sich nur dann Samen, wenn ein Insekt (*Eupristes*-Art) eingedrungen ist, welches in der Absicht seine Eier abzulegen, eine große Anzahl von Fruchtknoten ansticht. Haberlandt (1921) führt die Entstehung der Adventivembryonen auf die durch diese Insektenstiche gebildeten Wundhormone zurück.

F. hirta Vahl. Treub (1902) nimmt an, daß die Embryobildung auf parthenogenetischem Wege vor sich geht. Und zwar weil man niemals Pollenschläuche im geeigneten Moment in das Ei eindringen sieht, ferner wegen der verkürzten Karyokinese bei der Bildung des Endosperms, und schließlich wegen der geringen Entwicklung des Sexualorgans insbesondere der Synergiden.

Der Embryo geht jedenfalls aus dem Ei hervor, doch ist zu bemerken, daß die Pollenentwicklung normal vor sich geht. Die Integumenträndер verwachsen so innig, daß der Mikropylekanal vollständig obliteriert.

Humulus japonicus. Tournois (1914) zählte 10 Chromosomen in der haploiden Generation, während Winge (1914) nur 8 fand. Die männlichen Pflanzen haben die Chromosomengarnitur ♂ = 18 + x + y, die weiblichen ♀ = 18 + x + x (Winge 1923).

H. lupulus. Tournois (1914) und Winge (1914) geben beide 10 haploide Chromosomen an. Für *H. lupulus* wurde wiederholt Verdacht auf Parthenogenesis ausgesprochen, doch konnte Zinger (1898) auch hier das Eindringen des Pollenschlauches direkt verfolgen. Nach Winge (1914) ist stets eine Mikropyle vorhanden und die Pollenschläuche wachsen gerade auf die Nuzellusspitze zu. Freilich können auch die Integumente dabei vorher durchzogen werden, aber das ist unwesentlich, da es nicht durchweg vorkommt. Kreuzungsversuche *H. japonicus* ♀ × *lupulus* ♂ glückten überhaupt nicht, ein solcher von *H. lupulus* ♀ × *japonicus* ♂ ließ wenigstens kleine Bastardembryonen hervorgehen. Aber diese kamen nicht über höchstens zweihundert Zellen, und die Chromosomenzahl ließ sich nicht bestimmen. Die Angabe von Modilewski (1908) über zweierlei Sorten von Endospermkernen konnte Winge nicht bestätigen.

H. lupulus kann nach Winge (1917) embryohaltige Früchte nach Bestäubung mit verschiedenen verwandten Pflanzen hervorbringen. Die Bestäubung mit *Urtica urens* liefert große und kräftige Früchte, doch sind diese nicht keimfähig. Winge nimmt an, daß hier eine wirkliche heterogene Befruchtung vorliegt, daß sich jedoch der Bastard nur in Verbindung mit der Mutterpflanze entwickeln kann. Die Integumenträndер verwachsen völlig miteinander, so daß die Mikropyle vollständig verschwunden ist.

Nach Tournois (1914) kann der Pollenschlauch trotz Fehlens der Mikropyle quer durch das Gewebe der Samenanlage zum Embryosack gelangen, wo er seine Spermakerne entläßt. *H. lupulus* kann auch nach Bestäubung mit *Cannabis*- oder Pollen von *H. japonicus* allerdings unregelmäßige und nicht keimfähige Embryonen hervorbringen. Man kann

in diesen Fällen wirkliche Befruchtung nachweisen; anderseits besteht auch die Wahrscheinlichkeit, daß in vielen Fällen ein einfacher Kontakt des Pollenschlauches mit der Eizelle ohne Kernverschmelzung zur Anregung der Embryobildung genügt.

Wettstein (1925) prüfte die Angaben Kerners über wahrscheinliche apomiktische Samenentwicklung bei einem isoliert wild wachsenden Exemplar von *H. lupulus* nach und erhielt unter Ausschluß jeglicher Bestäubungsmöglichkeit (kleine ♂ Blüten waren ebenfalls nicht aufzufinden) 24 Zapfen mit je 2—14 Früchten, deren Nachkommen alle weiblich waren. Die Diploidzahl in jungen Embryonen sowie in den Wurzelspitzen der Keimpflanzen war 20. Bei *H. lupulus* kommt also gelegentlich echte somatische Parthenogenesis vor.

Bei einem Exemplar von *H. lupulus* beobachtete Tournois, daß sich nach Prüfung in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren sowohl in den Pollen- als auch in den Embryosackmutterzellen 15 an Stelle der 10 Haploidchromosomen befanden. Das betreffende Individuum zeichnete sich durch eigentümliche Umformung der Staubblätter, verbunden mit dem Auftreten von *Lupulin*-Drüsen aus; es könnte hier somit nach Tournois an einen Zusammenhang der äußeren Form und der Chromosomenzahl gedacht werden. Geschlechtschromosomen (*Lygaeus*-Typus) Winge (1923).

Cannabis sativa besitzt nach Strasburger (1910) 10 haploide Chromosomen, die keinen merklichen Unterschied in ihrer Größe zeigen. Es wurde wiederholt darauf hingewiesen, daß bei *C. sativa* Parthenogenesis vorkäme, doch wurde von Zinger (1898) die Bestäubung direkt beobachtet und der Weg des Pollenschlauches von der Narbe bis zum Embryosack verfolgt. Litardière (1925) beschreibt im Meristem der Wurzeln das Vorkommen von didiploiden Chromosomenzahlen (40) neben der normalen diploiden Chromosomenzahl (20).

Bei *Cannabis* ist ebenfalls wie bei *Humulus* die Mikropyle völlig verschwunden (Zinger 1898). Mac Phee (1924) bestätigte die Chromosomenzahl 10. Geschlechtschromosomen sind nicht vorhanden. DieTetradenteilung der Pollenmutterzellen erfolgt nach dem Furchungsschema.

Familie Urticaceae.

Teils Befruchtung, teils Apogamie.

Hierüber liegen Untersuchungen von Treub (1905), Modilewski (1908) und Strasburger (1910) vor.

Sie behandeln im wesentlichen die bei den *Urticaceen* auftretende Apogamie. Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß *Urtica dioica* normalgeschlechtlich ist.

Die Mikropyle bei *Urtica* und anderen *Urticaceen* ist nach Modilewski (1908) und Strasburger (1910) völlig zugewachsen.

Nach Modilewski sind die Antipoden manchmal vermehrt. Bei *Celtis occidentalis* findet Chalazogamie statt, während *Elatostema senile* sich rein apogam vermehrt und *Elatostema acuminatum* sowohl normalgeschlechtliche als apogame Fortpflanzung besitzt.

Urtica dioica. Die haploide Chromosomenzahl ist 16. Von den vier Makrosporen wird die innerste zum Embryosack. Die Antipoden bleiben schwach entwickelt, flachen sich bald ab und schrumpfen. Eine der beiden Synergiden geht bei der Befruchtung zugrunde. Die isolierten weiblichen

Stöcke fruktifizieren nur dann, wenn sie außerdem noch männliche oder zwittrige Blüten erzeugen und durch deren Pollen bestäubt werden. Die Nachkommen solcher Stöcke sind stets Weibchen. Meurman (1925) gibt das Vorkommen von Geschlechtschromosomen als wahrscheinlich an. Als Haploidzahl findet er 24.

U. pilulifera L. ist nach Nicolas (1915) ebenfalls befruchtungsbedürftig.

U. cannabina bildet nach Modilewski (1908) ein Endospermhaustorium am Antipodenende. Die Antipoden vermehren sich.

U. urens besitzt ein Endospermhaustorium an der Chalaza, das jedoch kleiner ist als bei *U. cannabina* (Modilewski 1908). Von Meurman (1925) wird die Haploidzahl 12 angegeben.

Elatostema sessile. Es liegt Apogamie durch Ausschaltung der Reduktionsteilung vor; dabei wird die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackanlage, in welcher trotz diploider Kerne mit der Chromosomenzahl 32, die Entwicklungsvorgänge sich typisch nach gewohnter angiospermer Norm vollziehen.

El. sessile und *El. acuminatum* zeigen obturatorähnliche Bildungen, indem die Zellen der Fruchtknotenwandung sich auffallend verdicken und über dem Integumentscheitel verholzen.

El. acuminatum schwankt in ihrem Verhalten; sie kann noch die normale sexuelle Entwicklung mit Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle, regelrechter Bildung von vier Makrosporenanlagen und typischer Ausgestaltung des Embryosackinnern vollziehen, oder der Kern ihrer Embryosackmutterzelle kehrt in den vegetativen Zustand zurück, nachdem er die ersten Stadien der Reduktionsprophase durchschritten hat, und teilt sich somatisch. Dann gehen aus der Embryosackmutterzelle entweder unregelmäßig angeordnete Gruppen von meist vier Zellen hervor, von denen eine Zelle oder auch wohl zwei Zellen zur Embryosackbildung schreiten, oder es geht aus der Embryosackmutterzelle direkt der Embryosack hervor. Die apogam erzeugten Embryosäcke von *Elatostema acuminatum* zeichnen sich aber dadurch aus, daß die Kernteilungen in ihnen regellos fortschreiten, daß es meist bei der Bildung von nur vier Kernen bleibt, die sich unbestimmt an der Embryosackwandung verteilen, mit Zytoplasma umhüllen und von denen einer den Keim bildet.

Die Pollenmutterzellen von *El. acuminatum* haben Reduktionsteilung, die haploide Chromosomenzahl ist 16, doch zeigt die weitere Entwicklung der Pollenkörner viele Störungen, so daß es nur noch selten zur Ausbildung guten Pollens kommt. Doch ist gelegentliche Befruchtung schon aus dem Vorhandensein von männlichen Stöcken aus dem Grunde anzunehmen, weil durch Apogamie nur Weibchen entstehen würden.

13. Reihe Proteales.

Familie Proteaceae.

Protea lepidocarpon besitzt nach Ballantine (1909) 12 haploide Chromosomen.

14. Reihe Santalales.

Die *Santalales* bilden das Endosperm nach dem zellularen Typus. Sie besitzen ferner ein basales Endospermhaustorium, oder sie bilden ein Endosperm nach dem *Helobiae*-Typus.

Familie Myzodendraceae.

Über die Embryologie der *Myzodendraceen* besonders über *Myzodendron punctulatum*, ferner *M. brachystachyum* und *M. quadriflorum* liegen Untersuchungen von Skottsberg (1913) vor. Auch der unbefruchtet gebliebene Embryosack ist befähigt, sich eine Zeitlang zu entwickeln; sein antipodiales Ende wird in das schlauchförmige Haustorium verlängert, welches in die Plazenta hineinwächst, seine Entwicklung hört aber bald auf. An befruchteten Samenanlagen wächst dieses Endospermhaustorium zu einem Tubus aus, dessen Spitze sich durch Verzweigungen mit den Gefäßbündeln des Blütengrundes verbinden kann; es bleibt einzellig und einkernig. Die systematische Stellung der *Myzodendraceen* in der Nähe der *Santalaceae* wird auch durch die Embryologie, besonders was die Ausbildung des Haustoriums betrifft, gut begründet. Das Endosperm entsteht durch sukzedane Zellteilung.

Familie Santalaceae.

Santalum album zeichnet sich nach Strasburger (1885) durch die starke Entwicklung der Synergidenkappen aus, die gegen die Hauptkörper der Synergiden stark abgesetzt sind. Von der Embryosackwandung springt eine Leiste zwischen dieselben vor. Über den Synergidenkappen ist die Wand des Embryosackes resorbiert, an deren Außenseite dagegen kutinisiert. Auch Habermann (1906) hat später den Fadenapparat von *Santalum album* beschrieben. Das Endosperm wird nach Guignard (1880) durch sukzedane Zellteilung gebildet.

Nach Strasburger (1885) bildet sich ein Basalapparat. Der basale Kern teilt sich nicht mehr, der mikropylare bildet ein nukleäres Endosperm.

Thesium intermedium. Jönsson (1881) fand in einer Samenanlage zwei völlig entwickelte Embryosäcke vor.

Th. divaricatum. Das Endosperm wird nach Guignard (1885) durch sukzedane Zellteilung gebildet.

Osyris alba. Den Embryosack beschreibt Jönsson (1881). Das Endosperm wird nach Guignard (1885) durch sukzedane Zellteilung gebildet.

Familie Loranthaceae.

Dendrophthora opuntioides hat nach York (1913) 18—22 Chromosomen in der diploiden Generation, *D. gracile* 18—20.

Bei der Bildung der Makrosporen scheint keine Chromosomenreduktion stattzufinden, obgleich ein Synapsisstadium beobachtet wird; es werden nur zwei Zellen gebildet, von denen die an der Spitze zum Embryosack wird. Bei der Ausbildung der Embryosäcke der beiden fast nackten Samenanlagen kommt es schließlich zu einer Verschmelzung der beiden Embryosäcke an ihren Enden. Sieben oder acht Kerne finden sich in jedem Embryosack und scheinen auf amitotischem Wege gebildet zu werden (??). Zwei von diesen sollen Antipoden sein, zwei Polkerne und drei oder vier zum Eiapparat gehören (?). Bestäubung findet nicht statt; der Eikern bildet bei *D. opuntioides* einen Gewebehaufen, hiervon entwickelt sich eine zentrale Zelle zum Embryo, während die andern zum Endosperm werden.

Bei *D. gracile* sollen die Polarkerne verschmelzen und einen Proembryo bilden, aus dem gleichzeitig Embryo und Endosperm entsteht. Die Angaben

dieses Autors dürften eine Berichtigung im Sinne der Arbeit A. Ernst (1914) über *Balanophora* erfahren.

Loranthus sphaerocarpus. Treub (1885) gibt an, daß die Embryosackmutterzelle drei Tochterzellen bilde, von denen die oberste zum Embryosack werden soll. Die Embryosäcke wachsen sehr in die Länge, und zwar nur nach oben. Der Embryo wird durch fadenförmige Suspensorzellen tief in den Embryosack hinein versenkt, dort wächst ihm das zellig angelegte Endosperm entgegen und umschließt ihn, der Suspensor wächst weiter und führt den Embryo wieder aus dem Endosperm heraus; später rollt sich der Suspensor zwischen Endosperm und Embryo spiralig auf. Dann wächst das Endosperm wieder um den Embryo herum, so daß endlich der Embryo wieder vom Endosperm umschlossen ist.

L. pentandrus L. Nach Treub (1883) ist diese Art in vieler Hinsicht intermediär zwischen *L. sphaerocarpus* und *L. europaeus.* Die Embryosäcke wachsen in den Griffelkanal hinauf, wie dies früher schon Griffith für *L. bicolor* angegeben hatte; und zwar wachsen sie nicht alle gleichmäßig schnell. Der obere Teil, in dem der Eiapparat liegt, verbreitert sich. Der Embryo dringt durch das ganze Endosperm hindurch, bis er an die Kollenchymschicht der Ovarhöhle stößt, wo er sich abflacht.

L. repandus. Die Entwicklung gleicht nach Treub (1883) der von *L. pentandrus.*

Lepeostegeres gemmiflorus. Die Entwicklung entspricht nach Treub (1883) der von *L. sphaerocarpus* mit der Ausnahme, daß die Embryosäcke bis zu einer gewissen Höhe in den Griffelkanal aufsteigen, wie bei *L. pentandrus.*

Viscum articulatum. Nach den Untersuchungen von Treub (1883) findet in den zu Archesporzellen reduzierten Samenanlagen nur eine einmalige Zellteilung statt; dann entwickelt sich die untere Zelle weiter. Von allen Mutterzellen bringt es jedoch nur eine zum reifen Embryosack. Die Antipoden liegen übereinander angeordnet.

Das Endosperm entsteht zellulär. Während des Wachstums des Endosperms ist der Embryo, der lange Zeit einzellig bleibt, schwer zu erkennen. Später rückt er von dem Gipfel seitlich in das Endosperm.

V. album. Jost (1888) konnte nachweisen, daß von den beiden Tochterzellen der Embryosackmutterzelle sich normalerweise nur die untere durch Austreiben eines langen Fortsatzes zum Embryosack entwickelte. Allgemein bleibt aber auch die obere Zelle lange Zeit erhalten und kann zuweilen ebenfalls in einen langen Schlauch auswachsen. Ob sich aber aus derselben ebenfalls ein funktionsfähiger Embryosack bilden kann, mußte Jost unentschieden lassen. Es werden eine größere Anzahl Embryosackmutterzellen angelegt, bis zu neun, doch entwickeln sich meistens nur wenige, gewöhnlich nicht mehr als drei zu Embryosäcken, die dann ebensoviele Embryonen (zwei bis drei) erzeugen. Mitte August finden die Teilungen der Embryosackmutterzelle statt. Es werden zwei Tochterzellen gebildet, bei der nächsten Teilung werden keine Querwände mehr gebildet; die unterste Zelle wächst dann seitlich aus und dringt als dickwandiger, viele Biegungen zeigender Schlauch zwischen den parallelen Zellreihen des Fruchtknotenparenchyms nach oben vor. Ende Oktober bis Anfang März bleibt der Embryosack im achtkernigen Stadium. Die Entwicklung des Embryos ist von Decaisne, die des Endosperms von Hofmeister (1859) beschrieben. *Viscum album* hat sehr reduzierte Reproduktions-

organe: Die Samenanlagen sind zu einfachen Makrosporen rückgebildet; die Antheren (Mikrosporangien) sitzen nicht mehr besonderen Staubblättern, sondern dem Perigon auf. In ihrer Struktur ähneln sie mehr denen mancher Gefäßkryptogamen, als denen der meisten Angiospermen und Andröceen.

Die Bildung der generativen Zelle im Pollenkorn wurde von Wefelscheid (1911) an im November fixierten Blütenmaterial studiert. *Viscum album* besitzt sehr große Kerne und lange Chromosomen.

Heinricher (1922) spricht die Vermutung aus, daß *Viscum* apogam sei, jedoch zeigte Schürhoff (1922), daß normale Befruchtung eintritt; als besondere Eigentümlichkeit zeigte sich, daß die Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn vor sich geht, nachdem bereits der Pollenschlauch getrieben ist. *Viscum* stellt also in dieser Beziehung das einzige bisher bekannte Beispiel eines Zwischengliedes zwischen den zwei- und den dreikernigen Pollenkörnern dar.

Pisek (1923) gibt als Diploidzahl 20 an. Er beobachtete gleichfalls normale Befruchtung.

Familie Balanophoraceae.

Helosis guyanensis besitzt nach Chodat und Bernard (1900) ein vielzelliges Archespor. Eine seitliche Archesporzelle vergrößert sich und wird direkt zum Embryosack. Während der Entwicklung des Embryosackes bleiben die andern Archesporzellen erhalten. Wenn gelegentlich zwei Embryosäcke zur Ausbildung kommen, ist jeder mit einem besonderen Archesporgewebe umgeben. Wenn der primäre Embryosackkern sich geteilt hat, wandern die Tochterkerne an die beiden Pole des Embryosackes. Der Mikropylkern ist groß und dicht, der untere Kern ist nur schwer färbbar, sein Kernkörperchen ist kleiner und das Chromatin locker verteilt. Der antipodiale Kern teilt sich nur sehr selten. Der oder die antipodialen Kerne gehen sehr schnell zugrunde, so daß im reifen Embryosack nur die vier aus dem Mikropylarkern hervorgegangenen Kerne enthalten sind, nämlich zwei Synergiden, ein Ei und ein Polkern. Die Synergiden und das Ei degenerieren, der Polkern teilt sich und bildet den Embryo, so daß also hier eine apogame Entwicklung stattfände. Es dürfte sich hier jedoch anscheinend wahrscheinlich um die gleiche Ovapogamie handeln, wie sie von Ernst (1913) für *Balanophora* festgestellt ist.

Bernard (1900), der im besonderen die Teilungen im Embryosack und in der Pollenmutterzelle untersuchte, will hier Zentrosomen gefunden haben. Auf die Chromosomenzahlen geht er nicht sein, doch zeigen die Teilungen im Pollenkorn 6 (einmal 7) Chromosomen und die Teilungen des einzigen Polkerns 11—12 Chromosomen, woraus auf das Ausbleiben der Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle geschlossen werden kann.

Eine Nachuntersuchung der Entwicklungsgeschichte von *H. guyanensis* durch Umiker (1920) ergab, daß die Pollenentwicklung normal verläuft, die haploide Chromosomenzahl beträgt 18. Die Teilung des generativen Kerns findet schon im Pollenkorn statt. Die Membran der generativen Zelle ist schon im zweikernigen Pollenkorn aufgelöst, so daß das reife Pollenkorn drei freie Kerne enthält. In einem Falle wurde ein Pollenkorn mit vier Spermakernen gefunden. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack, indem die Tetradenteilung ausfällt. Eine Reduktionsteilung findet nicht statt. Nachdem vier Kerne gebildet sind, teilen sich nur die

beiden mikropylaren noch einmal, während die beiden antipodialen degenerieren. Die Entwicklung des Endosperms geht ausschließlich vom oberen Polkern aus. Sie erfolgt durch freie Kernteilung mit nachfolgender simultaner Zellwandbildung. Der Embryo entsteht aus der unbefruchteten Eizelle, die während der Endospermbildung im Ruhestadium bleibt; nur die Synergiden degenerieren. Die Embryobildung erfolgt also ovogen apogam nach der Terminologie von Ernst.

Balanophora elongata hat nach Ernst (1914) etwa 16 diploide Chromosomen, die genaue Zahl war nicht festzustellen. Die Endospermbildung findet nach Treub (1898) durch sukzessive Zellteilung statt.

Während von van Tieghem (1896) für *Balanophora indica* Wall. Befruchtungsbedürftigkeit festgestellt war, entwickelt sich der Embryo von *Balanophora elongata* Bl. nach Treub (1898) und von *B. globosa* nach Lotsy (1899) auf apogamem Wege. Bei *B. elongata* und *globosa* soll nach den letztgenannten Autoren die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich gehen, bis zum Stadium der Achtkernigkeit. Die acht Kerne sind wie üblich in zwei Tetraden an den Polen des scharf umgekrümmten Embryosacks angeordnet. Die am Antipodialende liegende Tetrade geht stets frühzeitig zugrunde, ohne daß es auch nur zur Ausbildung von Antipodenzellen gekommen wäre. Auch der ganze Eiapparat soll sehr bald abortieren, so daß einzig und allein der mikropylare Polkern übrig bleiben soll. Aus diesem entwickelt sich, ohne daß vorher eine Verschmelzung mit dem um diese Zeit schon abortierten zweiten Polkern stattgefunden hätte, ein ziemlich groß- und wenigzelliges Endosperm. Nun soll eine zentral gelegene Zelle dieses Endosperms zur Embryomutterzelle werden!

Von Ernst (1913) wurde jedoch nachgewiesen, daß die Eizelle erhalten bleibt und auf apogamem Wege zum Embryo wird.

Die von früheren Autoren gemachte Angabe, daß die Endospermbildung bei *Balanophora* ausschließlich vom oberen Polkern ausgeht und der Embryosackraum nach der ersten Teilung des Polkerns in eine kleinere obere Endospermzelle und eine große Basal- oder Haustorialzelle geteilt wird, hat sich als richtig erwiesen. Übersehen worden aber ist die Regelmäßigkeit im nachfolgenden Verlauf der Endospermbildung. Durch drei aufeinanderfolgende Teilungsschritte entsteht nämlich aus der einen Endospermzelle zunächst ein achtzelliger, aus zwei vierzelligen Etagen bestehen der Endospermkörper. Erst die nachfolgenden Teilungen finden mit wechselnder Richtung der Teilungswände statt und führen, namentlich in der Umgebung des Embryo zur Bildung einer größeren Anzahl kleiner Zellen.

Vom Eiapparat bleibt jedoch während der Endospermentwicklung die Eizelle erhalten. Vor der Weiterentwicklung zum Embryo nimmt sie zunächst an Größe ab und erfährt, wie die übrigen Elemente des Embryosackes, bei der Präparation Schrumpfungen. Treub und Lotsy sind hierdurch zu dem irrtümlichen Schluß auf völlige Degeneration des Eiapparates verleitet worden. In Wirklichkeit wächst aber die kleine Eizelle während der Endospermbildung wieder stark heran. Der ersten Teilung ihres Kernes folgt eine Querteilung und nach wenigen weiteren Teilungen schließt die Entwicklung des klein und undifferenziert bleibenden Embryos ab.

Rhopalocnemis phalloides bildet nach Lotsy (1901) nur äußerst selten Samen aus, wenn dies aber geschieht, so spricht alles dafür, daß der Embryo aus der normal befruchteten Eizelle hervorgeht. Bleibt die Befruchtung

aus, so stirbt die ganze weibliche Blüte ab, nachdem innerhalb des Embryosackes die Entwicklung nicht weiter als bis zur Bildung des primären Endospermkernes gegangen war.

15. Reihe Aristolochiales.

Zwei Integumente. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus bei den *Rafflesiaceen* und nach dem zellularen Typus bei den *Aristolochiaceae*.

Familie Aristolochiaceae.

Die Zellwandbildung bei den Pollenkörnern findet zum Teil nach dem *Monokotylen*-Typus statt. Es werden anscheinend nur drei Makrosporen gebildet, von denen die innerste sich weiter entwickelt. Das Endosperm entwickelt sich nach dem zellularen Typus.

Asarum europaeum. Die Embryosackentwicklung beschreibt Jönsson (1881). Es bilden sich drei Makrosporen, von denen die innerste zum Embryosack wird. Die Antipoden sind sehr groß. In einem Nuzellus waren zwei vierkernige Embryosäcke übereinander angeordnet, so daß also wahrscheinlich zwei Schwestermakrosporen sich gleichzeitig entwickelt hatten oder zwei Embryosackmutterzellen vorhanden waren. Die Zellwandbildung in den Pollenmutterzellen erfolgt nach Täckholm und Söderberg (1918) simultan. Die haploide Chromosomenzahl dürfte 12 sein.

A. europaeum besitzt eine endotrophe Mykorrhiza, doch zeigen die Kerne der vom Pilz befallenen Zellen nach Schwartz (1912) keine Veränderungen.

Nach Jacobsson-Stiasny (1918) hat *Asarum europaeum* ein einzelliges Archespor, vier Makrosporen, deren chalazale zum Embryosack wird. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus.

Schon Hofmeister (1859) gab zellulares Endosperm an.

Von Suessenguth (1921) wird die Entwicklung der Makrospore mit der von *Tacca cristata* verglichen, da von verschiedenen Autoren ein Zusammenhang zwischen *Taccaceae* und *Aristolochiaceae* angenommen wird.

Aristolochia clematitis hat nach Samuelsson (1914) 7 Chromosomen in der haploiden Generation.

Die Pollenentwicklung bei *Aristolochia* verläuft nach dem *Monokotylen*-Typus (Täckholm und Söderberg 1918).

Nach Kratzer (1918) ist das Archespor bei *Aristolochia clematitis* einzellig. Die Archesporzelle teilt sich in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle. Es werden vier Makrosporen gebildet, von welchen die oberste oder die unterste zum Embryosack werden kann. Das Endosperm entsteht nach dem zellularen Typus.

Nach Jacobsson-Stiasny (1918) ist das Archespor von *Aristolochia clematitis* fast stets einzellig, gelegentlich findet sich auch eine zweite Archesporzelle. Es wird eine Schichtzelle abgegeben; vier Makrosporen werden gebildet, die die verschiedenartigste Lagerung annehmen können. Eine beliebige der vier Makrosporen entwickelt sich zum Embryosack, meist jedoch die chalazale. In manchen Fällen entwickelt sich noch eine andere Makrospore der Tetrade eine Zeitlang weiter. Im reifen Embryosack sind die Synergiden und die Eizelle sehr groß, die Antipoden klein, meist geschrumpft.

A. fimbriata. Die Wandbildung in den Pollenkörnern ist gleichfalls sukzessiv (Täckholm und Söderberg 1918). Die haploide Chromosomenzahl ist gleichfalls 7.

A. sipho zeichnet sich nach Täckholm und Söderberg (1918) durch simultane Wandbildung in den Pollenmutterzellen aus, nach der heterotypischen Teilung werden nicht einmal Zellplatten angelegt. Die Chromosomenzahl ist bei dieser Art doppelt so groß als bei den andern, nämlich 14 in der haploiden Generation.

Familie Rafflesiaceae.

Die innerste der drei gebildeten Makrosporen wird zum Embryosack. Das Endosperm wird nach dem zellularen oder nuklearen Typus gebildet.

Rafflesia Patma Bl. Es wurden von Ernst und Schmid (1913) 12 haploide Chromosomen gezählt, und zwar sind hiervon 4 lang, 4 mittellang und 4 kurz. Eine deutlich wahrnehmbare generative Zelle wird im Pollenkorn von *R. Patma* nicht, hingegen bei *Brugmansia Zippelii* Bl. gebildet. Die Tetradenteilung der einen Embryosackmutterzelle der *Rafflesiaceen* ist unvollständig. Der Embryosack entsteht aus der untersten Zelle der drei gebildeten Zellen. Der Verlauf der Embryosackentwicklung und die Differenzierung des achtkernigen Embryosackes sind völlig normal. Die Verschmelzung der Polkerne findet in der Regel vor der Befruchtung statt. Die Embryo- und Endospermentwicklung bietet keine Besonderheiten. Endospermbildung erfolgt durch freie Kernbildung und darauf durch Ausbildung einer einzigen Schicht radial gestreckter Endospermzellen.

R. Rochussensis. Die Endospermbildung erfolgt nach Solms-Laubach (1892) durch freie Kernteilung.

Pilostyles ingae. Die Entwicklung des Endosperms erfolgt nach Endriß (1902) durch freie Kernteilung.

Cytinus hypocistis. Nach Bernard (1903) entwickelt sich die mikropylare der vier Makrosporen zum Embryosack; drei Antipodenkerne, keine Zellbildung. Der Embryo entwickelt sich wahrscheinlich ohne Befruchtung. Endosperm zellular. Das äußere Integument bleibt in der Entwicklung zurück und wurde früher als Arillus angesehen.

Hydnora africana Thumb. Die Entwicklungsgeschichte wird von Dastur (1921) beschrieben.

16. Reihe Polygonales.

Zwei Integumente. Archespor einzellig, Schichtzelle vorhanden. Das Endosperm bildet sich nach dem nuklearen Typus. Die Pollenkörner sind dreikernig.

Familie Polygonaceae.

Polygonum Savatieri Nakai. Nach Sugiura (1925) ist die Haploidzahl 10. Die Pollentetradenbildung erfolgt simultan nach dem Furchungsschema.

Rumex. Die Entwicklungsgeschichte von *Rumex verticillatus* L. und *R. salicifolius* Weinm. wird von Fink (1899) gegeben. Die Archesporzelle teilt sich in Embryosackmutterzelle und Tapetenzelle. Es werden vier Makrosporen gebildet, die innerste wird zum Embryosack. Häufig tritt eine Vermehrung an Antipodenkerne bei *R. verticillatus* ein. Die Endo-

spermbildung erfolgt durch freie Kernteilung. Bei einer Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex* will R o t h (1907) gefunden haben, daß einige ihrer Arten apomiktisch seien. So *Rumex acetosa* L., *R. hispanicus* Koch, *R. arifolius* All., *R. nivalis* Hegetschw. und *R. acetosella* L.

Die haploide Chromosomenzahl in den Pollenmutterzellen von *R. acetosa* beträgt 8, desgleichen bei *R. hispanicus*, *R. arifolius* und *R. nivalis*, hingegen zeigt *R. acetosella* 16 Chromosomen.

R. scutatus besitzt 12 Chromosomen; *R. cordifolius* 40.

R. verticillatus hat nach Annahme von F i n k (1899) 24 Chromosomen. Diese Art besitzt auch eine völlig normale Keimentwicklung. Als bemerkenswerte Eigenart mag hier Erwähnung finden, daß nach der Bildung des Embryos noch Pollenschläuche in den Embryosack eintreten.

R. thyrsiflorus und *R. acetosella*. Für beide Arten gibt M e u r m a n (1925) Geschlechtschromosomen an. Die erstere Art verhält sich wie *R. acetosa*, bildet also Gameten mit x und yy. *R. acetosella* ♂ hat xxy, also 2 x- und 1 y-Chromosom. *R. thyrsiflorus* hat die Haploidzahl 7—8; *R. acetosella* 20—21.

R. acetosa. K i h a r a und O n o (1923 und 1925) stellten fest, daß die männliche Pflanze 15, die weibliche 14 Chromosomen besitzt. Bei der Reduktionsteilung zeigt sich ein dreiteiliges Chromosom aus einem großen und zwei kleineren Anteilen bestehend. Die beiden kleineren sind die männlichen, das große das weibliche Geschlechtschromosom. Die Angaben wurden von S i n o t ô (1924) bestätigt und erweitert.

R. crispus L. Nach D u d g e o n (1918) sind die Pollenkörner dreikernig; es werden vier Makrosporen gebildet, der Embryosack ist normal. Vielleicht ist Apogamie vorhanden.

Über die Entwicklung der generativen Zelle von *Rheum undulatum* berichtet W e f e l s c h e i d (1911).

Fagopyrum esculentum hat nach S t e v e n s (1912) die haploide Chromosomenzahl 8. Die Chromosomen der kurzgriffligen Form sind in den Pollenmutterzellen fast zweimal so dick, wie die der langgriffligen Form. Gegenüber früheren Angaben fand S t e v e n s (1912), daß *Fagopyrum* im reifen Samen kein Perisperm besitzt. Bei der Endospermentwicklung erscheinen Zellwände nur in der Mikropylargegend, obgleich der Embryosack nicht durch eine Zellwand in zwei Hälften geteilt wird. Die äußere Zellage des Nuzellus funktioniert als eine Art Nährschicht. Er glaubt bei der longistylen Form gesehen zu haben, daß ein Chromosom in einer der zwei Gruppen, die bei der heterotypischen Anaphase getrennt werden, größer sei, als das entsprechende in der zweiten Gruppe. Bei der kurzgriffligen Form sind die Chromosomen in der Anaphase der Reduktionsteilung so angeordnet, daß sechs in der Peripherie liegen und zwei in der Mitte, während bei der langgriffligen Form sieben in der Peripherie liegen und eins in der Mitte.

Mühlenbeckia platycladus. Diese Art ist parthenokarp. Nach T i s c h l e r (1912) degenerieren sämtliche Elemente der Samenanlagen. Die Frucht bildet sich hier aus dem fleischig gewordenen Perigon.

17. Reihe Centrospermae.

Zwei Integumente; Schichtzelle vorhanden; Archespor einzellig.

Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Es bestehen große Unterschiede in bezug auf das Verhalten der Embryosackmutter-

zelle. Entweder werden vier Makrosporen gebildet, oder die obere Tochterzelle teilt sich nicht mehr, so daß nur drei Makrosporen entstehen, oder aber wie bei *Sabulina* und *Chenopodium* findet nur eine Teilung der Embryosackmutterzelle statt.

Familie Chenopodiaceae.

Winge (1917) berichtet über Untersuchungen bei elf Spezies der Familie der *Chenopodiaceae* und fand als Chromosomenzahlen 6, 9 oder 18 (*Chenopodium album* 9, *Ch. hybridum* 9, *Ch. murale* 9, *Ch. vulvaria* 9, *Ch. bonus Henricus* 18, *Atriplex hastatum* 9, *A. litorale* 9, *A. patulum* 18, *Beta vulgaris* var. *perennis* = *B. maritima* 9, *Bassia hirsuta* 9, *Hablitzia tamnoides* 9, *Spinacia oleracea* 6). Die basale Tetradenzelle wird zum Embryosack. Die Endospermbildung findet durch freie Zellbildung statt.

Hablitzia tamnoides Bieb. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Dahlgren (1916) 9. Die Endospermbildung findet durch freie Zellbildung statt.

Beta vulgaris. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Mattiessen (zit. bei Frank 1911) 8.

B. maritima. Die Haploidzahl ist 9 (Winge 1925).

Chenopodium foetidum. Die Embryosackmutterzelle teilt sich nach Fischer (1880) nur einmal, ausnahmsweise kann die eine Tochterzelle sich nochmals teilen.

Atriplex hastata. In der diploiden Generation zählte Rosenberg (1909) etwa 24 Chromosomen. Die Endospermbildung findet nach Cohn (1913) durch freie Zellbildung statt.

Spinacia oleracea L. wurde von Stomps (1910) untersucht, und zwar vor allem die Synapsis und die allotypischen Teilungen der Pollenmutterzelle. Die haploide Chromosomenzahl ist 6. Die Chromosomen sind von ungleicher Größe. Die Chromosomen sind in den vegetativen Kernen zu sechs Paaren angeordnet, und zwar nicht nur innerhalb der Kernplatten, sondern auch in den Prophasen und sehr wahrscheinlich auch im Ruhezustand der Kerne. In normalen Keimwurzeln fanden sich häufig syndiploide Kerne. Er ist auf Grund seiner Untersuchungen der Meinung, daß es keine distinkten Chromatinkörperchen gibt, sondern daß das Linin als Grundsubstanz, gleichmäßig von Chromatin durchtränkt wird; seiner Ansicht nach sind es Vakuolen, welche die Längsspaltung der Chromosomen bewirken.

Litardière (1923) berichtet über Kerne mit tetraploider und oktoploider Chromosomenzahl in der Wurzelspitze von *Spinacia oleracea* und glaubt, daß diese Zahlen durch einen abnormen Teilungsvorgang der Kerne zustande kämen. Er beobachtete ebenfalls zweikernige Zellen, konnte aber keine Kernfusion feststellen. Ich möchte, bis eine Bestätigung dieser Befunde vorliegt, jedenfalls eine Kernfusion für die Ursache der Erhöhung der Chromosomenzahl annehmen.

Salsola kali L. Die Embryologie wird von Romell (1919) beschrieben. Archepsor einzellig, vier Makrosporen, die chalazale zum Embryosack (s. a. Hegelmaier 1885).

Familie Amarantaceae.

Zwei Integumente, Schichtzelle. Endospermbildung nuklear.

Celosia argentea L. Guignard (1882) beobachtete die Entwicklung des Embryosacks. Das Endosperm entsteht durch freie Zellbildung.

Amarantus blitum L. Dahlgren (1916) bildet drei Makrosporen ab, von denen die unterste zum Embryosack wird.

Gomphrena decumbens. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Fischer (1880) nur drei Makrosporen aus.

Familie Nyctaginaceae.

Allionia nyctaginea = *Oxybaphus nyctagineus.* Nach Fischer (1880) bildet die Embryosackmutterzelle nur drei Tochterzellen, von denen die chalazale zum Embryosack auswächst. Der Embryosack ist normal.

Mirabilis Jalapa. Nach den Untersuchungen von Correns (1900) kommen auf ein zur Befruchtung taugliches Pollenkorn vier untaugliche und auf drei taugliche Samenanlagen eine untaugliche. Bei *Mirabilis longiflora* kommen auf ein taugliches Pollenkorn drei untaugliche und auf eine taugliche Samenanlage eine untaugliche.

Die Antipoden im reifen Embryosack sind nach Hegelmaier (1887) seitlich verlagert.

Mirabilis Jalapa und *Mir. tubiflora* haben nach Tischler (1907, 1908) die haploide Chromosomenzahl 16 wie aus dem Verhalten der allotypischen Mitosen des Bastards aus beiden Arten geschlossen werden kann. Diese Mitosen verlaufen ganz normal, „ungepaarte" Chromosomen fehlen sicher und die Zahl der Chromosomen in den allotypischen Teilungen war 16. Der einzige, morphologisch nachweisbare, gesicherte Unterschied zwischen Bastard und Elter ist der, daß bei letzterem das Archespor die normale, im Entwicklungsgang der Pflanze „vorgesehene" Größe erreicht, im ersteren dagegen nicht.

Familie Cynocrambaceae.

Die haploide Chromosomenzahl von *Thelygonum cynocrambe* L. (= *Cynocrambe prostrata*) ist nach Schneider (1913) 10. Die Pollenkörner sind dreikernig. Ein Integument, vier Makrosporen, ein normaler Embryosack wird gebildet. Im Anschluß an Hallier tritt Schneider für die Stellung der *Thelygonaceae* bei den *Halorrhagidaceae* ein.

Über die Prophasen der ersten Reifeteilung berichtet Schneider (1914). Er spricht sich für Parasyndese aus. Die Entwicklung des Pollens und des Embryosacks verläuft durchaus nach dem normalen Angiospermentypus, auch in den Befruchtungserscheinungen zeigen sich keine nennenswerten Besonderheiten.

Die Tapetenzellen bleiben stets einkernig. Pollen dreikernig. Archespor einzellig. Vier Makrosporen, die innerste zum achtkernigen Embryosack. Spermakerne nackt.

Familie Phytolaccaceae.

Endosperm nuklear.

Phytolacca decandra L. Die Tapetenzellen der Antheren enthalten nach Lewis (1905) vier bis sechs Kerne.

Im Endosperm liegen zunächst die Kerne frei, dann beginnt am Mikropylarende die Zellwandbildung, bis nur am chalazalen Ende eine Protoplasmamasse übrig bleibt. Nach Hegelmaier (1885) entsteht das Endosperm durch freie Zellbildung. Die Angabe von Lewis, daß nur amitotische Teilungen im Endosperm stattfinden, erscheint fraglich.

Familie Aizoaceae.

Endosperm nuklear.

Mesembryanthemum floribundum. Einige Angaben über die Entwicklung der Embryosackmutterzelle bringt Jönsson (1881). Die innerste der Makrosporen wird zum Embryosack.

Tetragonia expansa Murr. Das Endosperm bildet sich durch freie Kern- und Zellteilung (*Dahlgren* 1916).

Familie Portulacaceae.

Endosperm nuklear.

Claytonia virginica. Die Embryologie wurde von Cook (1903) untersucht. Es werden gewöhnlich vier Makrosporen gebildet, deren innerste zum Embryosack wird. Nur ein Kotyledon entwickelt sich und wird sehr groß; da der andere rudimentär bleibt, hat der reife Embryo den Anschein einer Monokotyle. Nach der Befruchtung bleibt eine Synergide sehr lange erhalten. Die Endospermbildung erfolgt durch freie Zellbildung.

Familie Basellaceae.

Endosperm nuklear.

Basella alba L. Der Embryosack ist nach Dahlgren (1916) von gewöhnlichem Typus. Im chalazalen Ende sind Anhäufungen von zahlreichen Stärkekörnern zu erblicken. Das Endosperm entsteht durch freie Zellbildung.

Familie Caryophyllaceae.

Die Pollenkörner sind dreikernig. Die Zahl der Archesporzellen schwankt. Am häufigsten dürfte vielleicht nur eine zu beobachten sein, aber das Vorkommen von zwei bis mehreren wurde mehrmals beobachtet, z. B. bei *Silene cucubalus* Wibel (Perotti 1913), *Agrostemma githago* Desf. (Cook 1903), *Dianthus deltoides* L., *Stellaria graminea* L., *Lychnis chalcedonica* L. und *Scleranthus anuus* L. (Dahlgren 1916). *Stellaria holostea* (Gibbs 1907). Es bildet sich ein normaler Embryosack.

Die Untersuchungen von Perotti (1913) hatten folgende Ergebnisse:

Bei *Cerastium glomeratum* ist die subepidermale Zelle bereits die Embryosackmutterzelle.

Bei *C. glomeratum* wurden von Gibbs (1904) in einer Samenanlage zwei vollständige Nuzelli mit je einem reifen Embryosack beschrieben.

In gleicher Weise wie *St. media* verhalten sich *Lychnis dioica* (= *Melandr. alb.* u. *rubr.*), *Silene cucubalus*, *Tunica prolifera* und *Gypsophila saxifraga.*

Bei *Sil. cucubalus* beobachtet man häufig mehrere Embryosackmutterzellen und auch zwei bis drei Embryosäcke in einer Samenanlage.

Der Suspensor bei *Stell. media*, *Cerast. glomeratum*, *Lychn. dioica* und *Sil. cucubalus* wird durch eine große Basalzelle und eine Reihe kleiner Zellen gebildet.

Bei *Tunica prolifera*, *Gypsophila saxifraga* und *Saponaria officinalis* vergrößert sich die der Basalzelle zunächst gelegene Zelle, die kleinen Zellen des Suspensors sind weniger zahlreich.

Bei *Stellaria media* teilt sich nach Perotti (1913) die subepidermale Archesporzelle tangential; die innere Zelle wird zur Embryosackmutterzelle. Die Pollenkörner sind nach Strasburger (1884) dreikernig.

Die Makrosporenmutterzelle wird nach G i b b s (1907) ohne Teilungen zur Embryosackzelle. Zwei Integumente. Die Embryosackentwicklung ist normal; die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung. Der Pollenschlauch ist im Gegensatz zu manchen anderen *Alsinoideen* dünn und unverzweigt. Die betreffende Eizelle bildet ein Mikropylarhaustorium. Der Suspensor besitzt eine große Basalzelle. Das innere Integument besteht aus zwei Zellagen, beim reifen Samen sind sie in eine Zellage verschmolzen.

Sabulina longifolia. Nach F i s c h e r (1880) werden von der Embryosackmutterzelle nur zwei Tochterzellen gebildet, von denen die chalazale zum Embryosack wird. Die Antipoden degenerieren sehr frühzeitig.

Sagina procumbens L. Es wird nur eine Embryosackmutterzelle ausgebildet; eine Schichtzelle ist nicht vorhanden. Vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Zwei Integumente.

Im reifen Embryosack sind nach S o u è g e s (1925) die Synergiden sehr groß; die Antipoden sind sehr klein und verschwinden nach der Befruchtung. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet. Die Suspensorzelle ist sehr groß.

Arenaria laricifolia besitzt nach E l f v i n g (1878) dreikernige Pollenkörner.

Bei *Agrostemma githago* ist nach C o o k (1905) von den ein bis drei Archesporzellen nur eine entwicklungsfähig. Ein Teil des Nuzellusgewebes ragt aus der Mikropyle hervor; es degeneriert nach der Befruchtung und die Integumente schließen sich dann. Zwei bis drei Zellreihen des Nuzellus degenerieren, um eine Passage für den Pollenschlauch zu bilden. Der Embryo besitzt eine große Basalzelle, die anscheinend ein Haustorium darstellt. Nach der Ausbildung der Kotyledonen degeneriert der Suspensor. Keine Zellwände im Endosperm. Die Pollenkörner sind nach S t r a s b u r g e r (1884) dreikernig. Im Endosperm beobachtet man nach N ě m e c (1910) Kernverschmelzungen, noch bevor irgend ein Anzeichen der Anlage von Phragmoplasten zwischen den freien Kernen zu bemerken ist.

Bei *Vaccaria vaccaria* (L.) Britton ist nach C o o k (1909) der Embryo einzellreihig, drei große Basalzellen sind vorhanden (Haustorium); das Endosperm bildet keine Zellwände aus.

Silene conoidea L. hat e i n e große Basalzelle (C o o k 1909) und bildet gleichfalls im Endosperm keine Zellwände aus.

Melandrium album. Die Teilung des generativen Kerns im Pollenkorn beschreibt S c h ü r h o f f (1919). Die Haploidzahl ist 12.

B l a c k b u r n (1923) wies einwandfrei durch Messungen nach, daß bei *Mel. album* ein Paar Geschlechtschromosomen vorkommt. In den weiblichen Stöcken sind zwei gleichgroße entsprechende Chromosomen vorhanden in den ♂ Stöcken ist ein Chromosom deutlich größer als das andere. Also auch hier wie bei *Sphaerocarpus* und *Helodea gigantea* der „*Lygaeus*"-Typus. Unabhängig von B l a c k b u r n fand W i n g e (1923) ebenfalls Geschlechtschromosomen bei *Mel. album*. Auch H e i t z (1925) beschreibt die Heterochromosomen und berichtet gleichzeitig über einige Abnormitäten bei der Reduktionsteilung, nämlich dreipolige Spindeln und Wanderung beider Heterochromosomen an e i n e n Pol. Von M e u r m a n (1925) wurde auch die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle untersucht und der größere Partner der beiden homologen Chromosomen als weibchenkennzeichnend angesehen, wie dies auch H e i t z tut.

Bei einem Bastard von *Lychnis* (zweite Generation einer Kreuzung

von *L. alba* Mill. × *L. flos-cuculi* L.), der mit Pollen von *L. flos-cuculi* bestäubt war, beobachtete Compton (1912) in einer Samenanlage einen normalen Nuzellus, der zwei Embryosäcke enthielt. In jeden Embryosack war ein Pollenschlauch eingedrungen und es fand sich je ein zweizelliger Embryo. Shull (1914) fand, daß die von Baur entdeckte schmalblättrige Rasse von „*Lychnis dioica*" nur bei männlichen Individuen, und zwar zu 50 % vorkommt. Es handelt sich also um eine geschlechtsbegrenzte Eigenschaft mit rezessivem Charakter. Hieraus ergibt sich, daß die weiblichen Pflanzen von *L. dioica* homozygotisch, die männlichen dagegen heterozygotisch sind.

Schürhoff (1925) sieht die Männchen von *Melandrium album* und *rubrum* als genotypisch bedingt, die Weibchen aber als genotypische Zwitter und nur phänotypisch erscheinende Weibchen an. Er erklärt auf diese Weise auch die Zwitterformen von *Mel. album.*

Shull (1910, 1911, 1912, 1914) beschäftigte sich mit dem Problem der Vererbung des Geschlechts bei *Melandrium* und untersuchte vor allem auch die Erblichkeit der Zwitter, er kam zu dem Ergebnis, daß es sich hier um mutierte Männchen handle. Auch G. und P. Hertwig (1922) untersuchten die Vererbung von *Melandrium*-Zwittern und geben für die einzelnen Geschlechtszellen verschiedene Kombinationen an. Demgegenüber verweist Schürhoff (1925) darauf, daß es sich hier keineswegs um heterogametische Pflanzen handeln kann, sondern um homogametische mit verschiedener Tendenz zur Dominanz des einen oder anderen Geschlechts.

Bělař (1925) fand bei den Reifungsteilungen sowohl der männlichen wie auch der weiblichen Sporenmutterzellen von neun *Melandrium*-Zwittern ausnahmslos ein typisches xy-Paar, also männlichen Chromosomenbestand.

Melandrium rubrum besitzt nach Strasburger (1901) 12 haploide Chromosomen, von denen sich eins durch fast doppelte Größe von den andern unterscheidet. Das reife Pollenkorn ist dreikernig. Von Meurman (1925) wurde auch die Reduktionsteilung beim ♀ untersucht. Die beiden längeren Chromosomen kennzeichnen die ♀ Pflanze.

Von den beiden aus der Teilung der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen teilt sich nur die untere. Der Kern der oberen Zelle bringt es nicht mehr zur Kernteilung, sondern degeneriert bald. In der unteren Zelle wird hingegen die homöotypische Kernteilung ausgeführt und ihr folgt die Zellteilung. Die innerste der drei Makrosporen wird zur Embryosackanlage. Strasburger beobachtete ein paarmal zwei Embryosackanlagen nebeneinander in demselben Nuzellus. Über ihnen befanden sich die verdrängten Schwesterzellen, so daß sie augenscheinlich ihren Ursprung zwei Embryosackmutterzellen verdankten.

Über die durch den Brandpilz *Ustilago violacea* hervorgerufene Entwicklung der Antheren in weiblichen *Melandrium*-Blüten berichtet Strasburger (1900). Sobald in den Antheren die Urmutterzellen, unter Umständen schon die Pollenmutterzellen angelegt sind, beginnt ihre Zerstörung und die Antherenfächer füllen sich mit den Pilzsporen.

Heitz (1925) prüfte die Angaben Strasburgers (1910) an dessen eigenen Präparaten nach und konnte hier mit größter Deutlichkeit die Heterochromosomen erkennen, im Gegensatz zu Strasburger, der stets zwei gleichlange große Chromosomen gesehen zu haben angibt. Heitz gibt dann Gegenüberstellungen von Strasburgers und seinen Zeichnungen nach Strasburgers Präparaten. Schürhoff (1925)

weist darauf hin, daß Strasburger (1910) in einem Falle an dem einen Pol 13 Chromosomen zeichnet, daß er also selbst eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen beobachtet hat, ohne sich dessen jedoch bewußt zu werden.

Nach Tischler (1925) keimen in Gelatine-Rohrzucker-Kulturen die größten und am besten aussehenden Pollenkörner von *M. album* und *rubrum* in einem sehr viel geringeren Prozentsatz aus, als nach ihrer Zahl zu erwarten gewesen wäre. Die hierdurch bedingte Zertation konnte durch Alkoholbehandlung noch stark zugunsten der kleinsten Körner verschoben werden.

Mel. noctiflorum (L.) Fries. Nach Schürhoff (1925) beträgt die Haploidzahl 12. Alle Chromosomen besitzen die gleiche Größe und Form. Im Gegensatz zu *M. album* und *rubrum* ist also kein längeres Chromosom im Haploidsatz aufzufinden. Die Pollentetradenteilung erfolgt simultan nach dem Furchungsschema.

18. Reihe Ranales.

Die Endospermbildung verläuft entweder nach dem zellularen, nach dem *Helobiae*-Typus oder nach dem nuklearen Typus. Die zytologischen Befunde können also für die Verwandtschaft, z. B. der *Nymphaeaceae* und *Ceratophyllaceae* mit den *Monokotylen* angeführt werden. Die Pollenentwicklung schließt sich häufig dem monokotylen Typus an, indem nach der heterotypischen Teilung eine Zellwandbildung erfolgt (s. z. B. *Ceratophyllum*, *Anona*, *Lauraceae*, *Magnolia* usw.).

Die Pollenkörner sind zum Teil dreikernig; also auch die Pollenentwicklung könnte für verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Monocotyledoneae* verwertet werden.

Familie Nymphaeaceae.

Die Endospermbildung erfolgt anscheinend stets nach dem *Helobiae*-Typus, wenn auch die Angaben zum Teil anders lauten. So gibt Cook diesen Typus für *Nymphaea advena* an und stellte fest, daß sich der untere der beiden ersten Endospermkerne bei *Castalia odorata*, *C. ampla*, *Brasenia* und *Cabomba* ähnlich verhält. Bei *Nymphaea* und *Castalia* wird nach Cook gleich ein zelliges Endosperm gebildet, bei *Brasenia purpurea* und *Cabomba piauhiensis* wird zuerst ein vielkerniges Endosperm angelegt, in dem sich erst später die Scheidewände ausbilden.

Über die Pollenentwicklung der *Nymphaeaceen* berichten Lubimenko und Maige (1907). Sie beschreiben auch das Eindringen der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner, doch handelt es sich nach Tischlers (1915) Nachuntersuchung nicht um eine Art von Periplasmodiumbildung, sondern zwischen den jungen Pollenkörnern ist eine schleimige Masse ohne Kerne vorhanden, während am Rande sich noch das degenerierte Tapetum befindet.

Bei den untersuchten Arten findet die Tetradenbildung nach dem *Dikotylen*-Typus statt, wie dies auch Guignard (1898) für *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* beschreibt.

Nelumbo lutea hat nach York (1904) eine Embryosackmutterzelle, die vier Tochterzellen bildet, von denen die untere zum Embryosack wird. Die Embryosackanlage ist normal; die Antipoden degenerieren frühzeitig. Bei der Befruchtung sind die beiden Polkerne meistens noch nicht verschmolzen.

Eigenartig ist die Bildung einer Zellreihe von dem antipodialen Ende des Embryosackes in den Nuzellus hinein. Kurz nach der Ausbildung des achtkernigen Embryosackes beginnt dieser schnell in der Richtung seiner Längsachse zu wachsen. Die Zellen unter der Antipodenregion werden bedeutend größer und es bilden sich große Zwischenräume zwischen ihnen. Gewöhnlich macht sich eine reich mit Zytoplasma gefüllte Zellreihe durch ihre starke Färbung bemerkbar. Die Nachbarzellen dieser Zellreihe degenerieren. Diese Zellreihe dient wahrscheinlich der Zuleitung von Nährstoffen für den Embryosack. Nach der Befruchtung verschwindet diese Zellreihe meistens, gelegentlich kommt es aber auch zu weiteren Kernteilungen, so daß vielkernige Zellen entstehen.

Cook (1909) findet, daß häufig mehrere Embryosäcke in einer Samenanlage angelegt werden und er hält die von York beschriebene Zellreihe für Rudimente einer weiteren Embryosackanlage. Die Endospermbildung erfolgt nach York durch sukzessive Zellteilung.

Die Pollenentwicklung bei *Nelumbo* erfolgt nach dem *Dikotyledonen*-Typus (quadripartition) (Farr 1922). Und zwar finden wir hier gleichzeitig das Furchungsschema und Phragmoplastenbildung.

Cabomba caroliniana. Nitzschke (1914) stellte die haploide Chromosomenzahl 12 fest.

Nuphar luteum. Bei der Teilung des primären Endospermkerns wird nach Hofmeister (1858) eine Querwand gebildet, die das dickere obere Ende des Embryosackes von dem um vieles längeren zylindrischen, gegen die Chalaza weithin sich erstreckenden unteren Teile desselben abgrenzt. Im oberen Teile wird ein zelluläres Endosperm gebildet.

Nach Guignard (1898) besitzt *Nuphar luteum* 16 haploide Chromosomen, während Rosenberg (1909) 34 diploide fand.

Nymphaea advena. Cook (1902, 1906, 1909) stellte folgendes fest: Eine Archesporzelle, eine Embryosackmutterzelle, vier Tochterzellen; die innerste wird zum Embryosack. Die Antipoden degenerieren bereits vor der Befruchtung. Der Endospermkern bildet bei seiner ersten Teilung eine Querteilung des Embryosackes. Während nun der obere Endospermkern ein normales Endosperm bildet, wächst die untere Zelle zu einem langen Schlauch mit dem sehr vergrößerten Kern aus. Sobald dieser Schlauch das Chalazaende der Samenanlage erreicht hat, degeneriert er. Die Entwicklung des Embryosackes wurde gleichfalls von Seaton (1908) untersucht. Bemerkenswert ist, daß bei der ersten Teilung des Endospermkerns keine Wandbildung erfolgt. Der eine Tochterkern wandert in den chalazalen Schlauch, während der andere das Endosperm bildet.

Nymphaea alba besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner. Guignard (1898) zählte 32 Chromosomen in der haploiden Generation, Strasburger (1899) 48. Tischler (1915) weist darauf hin, daß hier möglicherweise verschiedene Rassen vorliegen.

Bei seinen Untersuchungen über die Pollenbildung von *N. alba* glaubte Guignard (1898) Zentrosomen zu finden. Die Spindeln in den Pollenmutterzellen sind häufig sehr stark seitwärts gelagert, da die Zellen sehr viel Stärke enthalten. Die Spindeln sind sehr lang und spitz ausgezogen. Im Gegensatz zu den Angaben von Elfving berichtet Wefelscheid (1911), daß eine Teilung des generativen Kerns im Pollenkern von *Nymphaea alba* und *N. rosea* nicht beobachtet wurde.

Familie Ceratophyllaceae.

Die Pollenwandbildung erfolgt nach dem *Monokotylen*-Typus; das Endosperm wird nach dem zellulären Typus gebildet; doch deutet die zuerst erfolgende Abgabe der chalazalen Zelle auf die Ähnlichkeit mit dem *Helobiae*-Typus hin. Wir können diesen *Ceratophyllum*-Typus als Übergang vom zellulären Typus zum Basalapparat ansehen.

Ceratophyllum submersum. Die Embryologie wurde von Strasburger (1902) ausführlich untersucht. Die haploide Chromosomenzahl ist 12. Die erste Teilung der Pollenmutterzellen wird von der Bildung einer sehr zarten Trennungswand begleitet, worauf die Teilungen in den beiden Tochterzellen erfolgen. Die langen an ihren Enden meist gebogenen Kernspindeln erinnern sehr an die in den Pollenmutterzellen von *Nymphaea*. Auffallend ist die sehr geringe Dicke der Pollenmutterzellwandung; sehr rasch folgt auf die Anlage der Pollenkörner die Teilung ihres Kerns. Erst nach vollzogener Teilung in den Pollenzellen beginnt die aus ziemlich flachen, doch inhaltsreichen Zellen gebildete Tapetenschicht zu schwinden. Der reife Pollen ist dicht mit Stärke gefüllt, eine bei Wasserpflanzen sehr allgemeine Erscheinung. Die Haut zeigt sich auch am reifen Korn sehr dünn, und da sie ganz glatt und einfach bleibt, so wurde diesen Körnern eine Exine abgesprochen; tatsächlich aber ist diese Haut eine Exine, während eine Intine nicht ausgebildet wird.

Während die Embryosackmutterzelle sich vergrößert und zur Teilung anschickt, führt ihre Schwesterzelle, sowie deren Nachbarzellen, wiederholte Teilungen aus, wodurch sie ziemlich tief in dem Nuzellus zu liegen kommt. Es bilden sich vier Tochterzellen, deren innerste zum Embryosack wird. Nur ein Integument ist vorhanden. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung. Beide Synergiden werden bei der Befruchtung sofort desorganisiert. Die Spermakerne zeigen wurmförmige Gestalt. Bei der Endospermbildung wird zuerst der Embryosack in zwei Hälften zerlegt. Die zur Chalaza gekehrte Hälfte teilt sich zunächst nicht weiter und ihr Kern legt sich meist den Antipoden an. In der anderen Hälfte wird dieser Vorgang fortgesetzt, bis zuerst im mikropylaren Teil ein kleinzelliges Endospermgewebe angelegt. Während der Keimentwicklung werden die ihm angrenzenden Endospermzellen zum Teil verdrängt und resorbiert, die übrigen erfahren eine nur schwache Vermehrung, nehmen aber sehr bedeutend an Größe zu. Auffallend ist in den großen inhaltsarmen Endospermzellen annähernd reifer Samen das riesenhafte Volumen der Kerne.

Ceratophyllum demersum. Auch hier ist die unterste Endospermzelle als eine Art Basalapparat anzusehen. Hofmeister (1858) gibt hiervon an: „Die Basalzelle des Eiweißkörpers ist die, abgesehen von Größenzunahme, unveränderte, untere der beiden primären Endospermzellen."

Familie Ranunculaceae.

Die *Ranunculaceen* zeichnen sich vor allem durch die besondere Entwicklung der Antipoden aus. In vielen Fällen werden Riesenantipoden gebildet. Die Antipodenzellen können ein- oder mehrkernig sein. Die Mehrkernigkeit kann durch Mitose oder in anderen Fällen durch Amitose entstanden sein. Die Kerne der vielkernigen Antipoden können miteinander verschmelzen; anderseits können die Kerne einkerniger Antipodenzellen vor der Degeneration durch Fragmentation zerfallen. Ferner können die

Antipoden in größerer Zahl auftreten, z. B. bei *Trautvetteria*; endlich können sich die Antipoden durch ihre verschiedene Lagerung auszeichnen.

In einigen Fällen wurde Chalazogamie beobachtet, z. B. bei *Nigella arvensis* und *Myosurus minimus*. Kennzeichnend ist auch die langsame Entwicklung des Embryos.

Bei einigen Arten wurden dreikernige Pollenkörner beobachtet, z. B. bei *Myosurus minimus*, *Batrachium longirostre* (Piddle 1904).

Die *Ranunculaceen* zeichnen sich dadurch aus, daß sie von den Dikotylen die größten Kerne besitzen und daher zum Studium sowohl der typischen, wie der allotypischen Teilungen häufig herangezogen sind. Es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum Embryosack wird. In einigen Fällen kommt es jedoch bei der oberen Tochterzelle nicht mehr zur Teilung. Das Endosperm wird stets nach dem nuklearen Typus gebildet; die Pollentetraden werden durch simultane Wandbildung angelegt.

Paeonia. Overton (1893) fand für mehrere *Paeonia*-Arten 12 haploide Chromosomen.

Für *Paeonia officinalis* und *peregrina* stellte Wefelscheid (1911) je 8 Chromosomen in der haploiden Generation fest. Beim Studium der Teilung des primären Pollenkerns fanden sich verschiedene Abnormitäten. In einigen Fällen fand keine vollständige Loslösung der Pollenkörner aus dem Tetradenverbande statt; die einzelnen Pollenzellen blieben trotz der Ausbildung der Exine eng aneinandergeheftet, diese war auch an den Berührungsflächen weniger stark entwickelt. An diesen Berührungsstellen wurden die zwei Pollenkörner trennenden Membranen aufgelöst, und die beiden Zellen traten in solch innige Berührung, daß schließlich ein Verschmelzen ihrer Protoplasten eintrat. Die beiden Zellkerne verharren dann in der Regel im Ruhezustand und zeigen bald Degenerationserscheinungen; derartig verschmolzene Pollenkörner können oft eine relativ enorme Größe erlangen. Häufig ließen sich auch bei der Teilung des Pollenkerns abnorme Verhältnisse feststellen. Der Kern rückte vor seiner Teilung nicht an die Pollenwand, vielmehr wurde sie in der Mitte des Korns ausgeführt. Auf die Teilung des Kernes folgte in diesem Falle auch oft eine Teilung der Pollenzelle in annähernd gleich große Protoplasten, die jedoch meist wieder miteinander verschmolzen. Die aus dieser Teilung hervorgehenden Kerne zeigten nicht den auffallenden Unterschied in der Struktur, wie es bei dem normal verlaufenden Teilungsvorgang der Fall ist.

Den Embryosack von *Paeonia peregrina* Mill. und *P. tenuifolia* L. untersuchte Huß (1906). Es finden sich drei einkernige Antipoden. In zwei Samenanlagen von *P. tenuifolia* wurden je zwei nebeneinander liegende, langgestreckte Embryosäcke beobachtet.

Bei *Paeonia arborescens* werden nach Jönsson (1881) mehrere Embryosackmutterzellen ausgebildet. Der Embryosack entwickelt sich aus den mittleren Tetradenzellen.

Die Beobachtung Jönssons über ein vielzelliges Archespor wurden von Palm (1915) bestätigt. Von den vier Makrosporen können sowohl die beiden chalazalen als auch die zweitoberste zu Embryosäcken auswachsen.

Caltha palustris. Caltha hat meistens ein vielzelliges Archesporgewebe; von den drei Makrosporen kann sich gelegentlich auch die oberste zum Embryosack entwickeln. Mottier (1895) gibt die Zahl der Archesporzellen in den Samenanlagen bis zu fünf an.

Caltha palustris besitzt nach Hegelmaier (1885) mehrkernige Antipoden. Die „doppelte Befruchtung" bei *Caltha* wird von Thomas (1900) und Guignard (1901) beschrieben. Auch Mottier (1895) gibt mehrkernige Antipoden an, ebenfalls Lötscher (1905). Über die Entstehung der Mehrkernigkeit der Antipoden finden wir Angaben bei Mottier, welcher behauptet, die Kerne teilen sich durch Fragmentation, und bei Thomas, welcher im Gegensatz hierzu mitotische Teilungen der Antipodenkerne beobachtete. Nach Huß (1906) teilen sich die Antipodenkerne durch echte Karyokinese, wodurch die Zahl derselben auf zwei höchstens drei in jeder Zelle steigt. Die dreikernigen Antipoden sind nicht häufig. Mit dem Eintritt der Befruchtung schlagen die Antipoden ein starkes Wachstum ein, dabei vergrößern sich die Kerne am meisten. Die vergrößerten Kerne zeigen zahlreiche, bis zu dreißig, Nukleolen. Nachdem sich eine mehr oder weniger große Anzahl Endospermkerne gebildet haben, zeigen sich Degenerationserscheinungen der Antipoden. Die Kerne bekommen Einschnürungen, die immer tiefer werden; schließlich zerfallen die großen Kerne in viele kleinere Teilstücke, von welchen jedes einen oder mehrere Nukleolen enthält, darauf werden die Kerne allmählich aufgelöst und die Antipoden verschwinden.

Trollius europaeus. Nach Lundegårdh (1914) besitzt *Trollius europaeus* 11—12 Chromosomen im Gametophyten. Nach Westermaier (1890) hat *Tr. europaeus* vielkernige Antipoden.

Die Entwicklungsgeschichte der Antipoden beschreibt Huß (1906). Die Antipoden sind zweikernig und erreichen eine bedeutende Größe. Nach der Teilung des Endospermkerns verschmelzen die beiden Kerne jeder Antipodenzelle miteinander und degenerieren.

Helleborus. Nach Huß (1906) sind die Antipoden von *H. orientalis* Lam. im allgemeinen so gelagert, daß eine basal und zwei oberhalb dieser liegen, bei *H. niger* L. treffen wir sie immer alle drei in derselben Ebene nebeneinander und bei *H. foetidus* ist die Reihenanordnung typisch. Somit gehören die Antipoden von *H. niger* dem Typus der meisten *Ranunculaceen* an, *H. foetidus* dagegen mehr dem *Compositen*-Typus. *H. orientalis* nimmt eine Zwischenstellung ein. Die drei Antipoden bleiben stets einkernig.

Die „doppelte Befruchtung" von *Helleborus foetidus* wurde von Guignard (1901) beschrieben. Über die Tapetenzellen von *Helleborus* berichtet Bonnet (1912).

Die Entwicklungsgeschichte von *Helleborus cupreus* aus der untersten der vier Makrosporen beschreibt Jönsson (1881). Er gibt insbesondere die großen Antipoden wieder.

Helleborus foetidus hat nach Strasburger (1888) die haploide Chromosomenzahl 12, während Mottier (1897) 16 Chromosomen zählte. Mottier beschreibt die Entwicklung der Pollenmutterzelle, die Bildung der Spindel und der Zellplatten nach der Tetradenteilung der Pollenmutterzelle, sowie die Plasmaverbindungen zwischen den Pollenmutterzellen. Für *Helleborus viridis* wurde von Franck (1911) die Haploidzahl 12 ermittelt.

Eranthis hiemalis. Jönsson (1881) beschreibt eine Verdopplung der Antipodenkerne, desgleichen Hegelmaier (1885). In einigen Fällen wurden sogar vier Kerne in einer Zelle gefunden.

Vesque (1878) fand bald eine einzige Antipode mit einem, zwei

oder mehreren Kernen, bald zwei solche Zellen und in diesem Falle vier Kerne in jeder Zelle. Huß (1906) beobachtete jedesmal drei Antipoden mit zwei oder vier Kernen. Die Antipoden von *Eranthis* gehören zu den größten Antipodenzellen. Bei den Teilungen der Endospermkerne findet Ausstoßung von Nukleolarsubstanz statt. In der zentralen Vakuole sowohl der Endosperm- als auch Antipoden-, sowie somatischen Kerne beobachtete Huß Kristalle.

Nigella arvensis. v. Derschau (1918) fand eine „disperme Befruchtung" der Antipoden. Der Pollenschlauch dringt durch die Chalaza zu den Antipoden vor. Normale Embryonen waren verhältnismäßig wenig vorhanden, die meisten waren früh verkümmert. Die Antipoden zeigten stets üppigste Entwicklung. Eine etwaige Entstehung neuer Rassen auf diesem Wege hält v. Derschau wegen der bald einsetzenden Degeneration der Antipoden für ausgeschlossen.

Die großen einkernigen Antipoden werden von Westermaier (1890), Guignard (1901) und Huß (1906) beschrieben. Besonders augenfällig ist hier die Verlagerung der Antipodengruppe, die dadurch zustande kommt, daß an einer Seite der Antipoden sich das Nuzellusgewebe auflöst, wodurch eine Vergrößerung des Embryosackes erzielt wird und gleichzeitig die Antipoden seitwärts gelagert werden.

Nigella sativa. Westermaier (1890) beobachtete in einem Ausnahmefalle Vermehrung der Antipoden auf etwa sechs. Die Antipoden sind im reifen Embryosack seitlich verlagert.

Die „doppelte Befruchtung" wurde von Guignard (1901) beschrieben.

Nigella damascena. Die „doppelte Befruchtung" beschreibt Guignard (1901). Es sind zwei Integumente vorhanden. Die beiden Synergiden bleiben oft nach der Befruchtung intakt.

Isopyrum fumariodes besitzt nach Huß (1906) drei große einkernige Antipoden. Ferner beobachtete Huß auch, daß der Eikern nicht basal in der Eizelle gelegen war, sondern daß die Vakuole unterhalb des Kerns zu sehen war.

Actaea. Die Antipodenentwicklung von *Actaea spicata* L. und *A. cimicifuga* L. wurde von Huß (1906) untersucht. Die Antipoden von *A. spicata* liegen meist in derselben Ebene, während die von *A. cimicifuga*, wo sowohl drei als auch vier Antipoden vorkommen, immer mehr oder weniger in einer Reihe übereinander gelagert sind. Das gelegentliche Vorkommen von vier Antipoden beruht auf einer Teilung der untersten Antipode, die auch in einem Falle zweikernig angetroffen wurde.

Aquilegia canadensis wurde von Mottier (1895) untersucht. Hier finden sich zweikernige Antipoden, die durch Fragmentation entstehen sollen.

Huß (1906) untersuchte die Antipoden verschiedener *Aquilegia*-Arten (*A. vulgaris* L., *A. Einseleana* F. Schultz., *A. Chrysantha* Hook., *A. Haenkeana*). Alle drei Arten verhielten sich gleich. Die Antipoden sind stets zweikernig; wie diese Zweikernigkeit entsteht, konnte Huß nicht entscheiden. Im älteren Stadium verschmelzen die Kerne miteinander, so daß die alten Antipoden meistens einkernig sind. Meiner Meinung nach entsteht die Zweikernigkeit durch Mitose, da mir kein Fall bekannt ist, in dem durch Amitose geteilte Kerne verschmelzen.

Von Winge (1925) wird für *A. canadensis*, *A. coerulea*, *A. nigricans* (?), und *A. vulgaris* die Haploidzahl 7 angegeben.

Delphinium. Die Entwicklungsgeschichte von *Delphinium villosum* wird von Strasburger (1880) und Fischer (1880) beschrieben. Mottier (1895) untersuchte *D. tricorne.* Die Antipoden ruhen zur Zeit der Befruchtung auf einem Postament der Chalaza. In einem Falle beobachtete er zwei reife Embryosäcke in einer Samenanlage.

Von Huß wurde die Antipodenentwicklung mehrerer *Delphinium*-Arten beschrieben, die nichts besonderes zeigte.

Wie schon Osterwalder bei *Aconitum Napellus* feststellte, kommt auch bei *Delphinium elatum* nach Persidsky (1914) Synergidenbefruchtung vor. Bei der Befruchtung eines solchen Embryosackes werden die beiden männlichen Kerne zur Befruchtung der beiden Eizellen (= eine Eizelle und eine Synergide) verbraucht. Der sekundäre Embryosackkern blieb dann unbefruchtet.

Es wurde ferner ein Eiapparat aus fünf Zellen bestehend gefunden, nämlich aus zwei Eizellen und aus drei Synergiden. Von den beiden Eizellen wurde nur eine befruchtet, gleichzeitig war der andere Spermakern anscheinend mit dem sekundären Embryosackkern verschmolzen. Es war aber nur eine Antipode ausgebildet worden, so daß also die zwei fehlenden Antipoden die überzähligen Zellen des Eiapparates bildeten.

Persidsky glaubt, daß die Kerne des Embryosackes nicht wesentlich voneinander verschieden sind, da jeder von ihnen den Kern jeglicher im Embryosacke vorhandenen Zelle repräsentieren kann; es entscheiden über den Charakter der Elemente des Embryosackes nicht nur die Eigenschaften der Kerne, sondern auch die Lage derselben in einer bestimmten Partie des Embryosackes.

Delphinium Ajacis besitzt nach Boenicke (1911) 12 Chromosomen in der haploiden Generation.

Die Antipoden von *Delphinium exaltatum* bleiben in den fertigen Samen ohne Zeichen einer Degeneration erhalten (Dunn 1900).

Aconitum. Von Huß (1906) wird die Antipodenentwicklung bei *Aconitum lycoctonum* L., *A. Napellus* L. und *A. Stoerkeanum* Rehb. beschrieben.

Aconitum Napellus. Die Embryologie wurde von Osterwalder (1898) geschildert. Er fand in einem Pollenschlauch an Stelle der zwei generativen Kerne deren drei, so daß hier wahrscheinlich der eine der beiden generativen Kerne nochmals eine Teilung eingegangen ist. Ebenfalls drei generative Kerne beobachtete er in einer Eizelle zur Zeit der Befruchtung.

Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, von denen die außen gelegene manchmal durch eine schiefgestellte Wand in zwei Tochterzellen zerfallen kann, so daß man letztere leicht für Tapetenzellen halten könne.

In einem Präparate zeigte sich, daß die Struktur der Synergiden gleich der der Eizelle war. Zweimal fand er auch Polyembryonie, wahrscheinlich durch Befruchtung der einen Synergide und der Eizelle veranlaßt.

Während der ersten Teilung des Endospermkerns werden Nukleolen ins umgebende Plasma ausgestoßen.

Von besonderem Interesse sind die riesengroßen, mit freiem Auge sichtbaren Antipoden, die auf einem aus Nuzelluszellen gebildeten Postament in das Innere des Embryosackes hineinragen. Der Bau der Antipoden und besonders ihrer Kerne stimmt sehr mit dem von Drüsenzellen

überein. Die Zellkerne zeigen größere und kleinere Klumpen von Chromatinsubstanz. In der Abb. Taf. XV, 2 hat es aber den Anschein, als ob sich kurze dicke Chromosomen herausgesondert hätten, und zwar scheinen diese sich vorher gespalten zu haben, was daraus hervorgeht, daß fast stets zwei parallel liegen. Da es sich hier um haploide Kerne handelt, ist diese Aneinanderlagerung nicht auf homologe Chromosomen zurückzuführen.

Nach Overton (1893) besitzt die Art zwölf haploide Chromosomen, was von Osterwalder bestätigt wird. Die Antipoden von *A. Napellus* sind stets einkernig.

Pulsatilla vulgaris (*grandis*). Němec (1910) beschreibt die vielkernigen Riesenzellen sowie die Kernverschmelzungen in den *Heterodera*-Gallen der Wurzeln.

Anemone und *Anemonella*. Mottier (1895) gibt mehrkernige Antipoden an.

Anemonella thalictroides. Es werden nach Mottier (1895) nur drei Makrosporen gebildet. Anscheinend wird zuerst ein vielzelliges primitives Archesporgewebe gebildet, doch entwickelt sich nur eine Archesporzelle weiter.

Die Antipoden der verschiedenen *Anemone*-Arten werden durch Karyokinese zweikernig (Huß 1906). Bei Beginn der Endospermbildung steigt die Anzahl der Antipodenkerne bis auf zwölf. Die Entstehung dieser Kleinkerne erfolgt teils durch Fragmentation, teils durch Übergänge zwischen Mitose und Amitose, Mottier (1895), Coulter (1898), Huß (1906). Später verschmelzen die Kernstücke und bilden einen in der Mitte der Zelle liegenden Klumpen.

Im Endosperm beobachtete Huß oft den auffallenden Größenunterschied zwischen den im unteren Teil des Embryosackes gelegenen Kernen und denjenigen in der oberen Hälfte. Die Riesenkerne sind von sehr unregelmäßiger, lappiger Gestalt.

Anemone nemorosa. Guignard (1901) bildet zwei Antipodenzellen mit drei bzw. vier Kernen ab. Er schildert die „doppelte Befruchtung".

Die Haploidzahl *A.* von *nemorosa* ist nach Winge (1917) 12, die von *A. japonica* nach Takamine (1916) 8.

Auch für *Anemone Pulsatilla* und *A. japonica* werden verlängerte, vielkernige Antipoden angegeben (Souèges 1911).

Hepatica triloba (= *Anemone hepatica* L.). Ernst (1908) bildet vielkernige Antipodenzellen ab, deren Vielkernigkeit er auf amitotische Teilung zurückführt.

Mottier (1895) beobachtete 10—12 Kerne in den Antipoden.

Hepatica acutiloba. Mottier (1895) sah den Fadenapparat der Synergiden und führt die Vermehrung der Kerne in den Antipoden auf Fragmentation zurück. Die mitotische Vermehrung der Antipodenkerne wurde von Coulter (1898) beobachtet. Diese Teilung ist deshalb bemerkenswert, als sich hierbei eine übergroße Anzahl von Chromosomen vorfindet und aus der Teilung, wie aus der nebenstehenden Antipodenzelle ersichtlich ist, mehrere Zellkerne gleichzeitig entstehen.

Trautvetteria palmata. Vor der Abgrenzung der Antipoden befinden sich nach Huß (1906) fünf bis neun oder noch mehr freie Antipodenkerne an der Basis des Embryosackes. Hieraus bilden sich entsprechend viele einkernige Antipoden, die alle mit ihrer Basis am unteren Ende des Embryosackes befestigt sind. Die Form ist einer gestreckten Blase ähnlich,

Ernst (1908) gibt eine Abbildung einer aus elf Zellen bestehenden Antipodengruppe, die durch Teilung der ursprünglich in Dreizahl angelegten Zellen entstanden ist.

Clematis. Verschiedene Angaben, besonders über die Embryoentwicklung, liegen von Souèges (1910) vor.

Nach Huß (1906) teilen sich die Antipodenkerne aller *Clematis*-Arten gleich nach der Entstehung des primären Endospermkerns durch Mitose. Später teilen sich die Kerne nochmals. In den mehrkernigen Antipoden geschieht dies auf mitotischem Wege, in den einkernig gebliebenen dagegen durch Fragmentation. Bei der Degeneration verschmelzen die Kerne zu einem Klumpen.

Bei *Clematis orientalis* L. werden von Ernst (1908) ebenfalls vielkernige Antipoden angegeben. Für *Clematis cirrhosa* gibt Guignard (1882) vielkernige Antipoden an.

Die „doppelte Befruchtung" von *Clematis viticella* wird von Guignard (1901) beschrieben.

Myosurus minimus. Nach Mann (1892) soll nach der ersten Kernteilung im Embryosack eine Zellteilung erfolgen. In späteren Stadien ist die Scheidewand aber nicht mehr sichtbar. Ferner gibt Mann das Wachstum von Pollenschläuchen durch das haustoriale Gewebe der Chalaza an. Die Haploidzahl ist 8.

Tschernoyarow (1915) stellte fest, daß sich der weibliche Gametophyt von *M. minimus* ganz normal entwickelt. Die degenerierten drei Makrosporen bilden mit Zellresten des Nuzellus eine Haube auf dem Embryosackscheitel.

Die Teilung des generativen Kerns erfolgt im ungekeimten Pollenkorn. Die Spermakerne bleiben von dem gemeinsamen Plasma der Mutterzelle eingeschlossen. Einige Pollenschläuche machen Verzweigungen in der Höhlung der Samenanlagen. Im keimenden Pollenkorn bleibt das gemeinsame Zytoplasma um die generativen Kerne erhalten. Die „X-Körper" hält Tschernoyarow für Teile der Embryosackhaube, die mit dem Pollenschlauche in den Embryosack gebracht wurden.

Myosurus besitzt drei einkernige Antipoden (Huß 1906).

Ranunculus. Die Antipodenentwicklung verschiedener *Ranunculus*-Arten schildert Huß (1906). Der Bau der Antipoden ist hier ungefähr derselbe. Kennzeichnend ist das Postament und die seitliche Verlagerung. Bei *R. repens* wurden einmal zweikernige Antipoden gefunden, ebenso einige Male bei *R. montanus.*

Die „doppelte Befruchtung" von *R. Flammula* und *R. Cymbalaria* wird von Guignard (1901) beschrieben.

Mottier (1895) beschreibt die Embryosackentwicklung von *R. abortivus*, *R. recurvatus* und *R. septentrionalis.* Er erwähnt besonders die großen Antipoden.

Bei *Ranunculus aconitifolius* wurde der Fadenapparat der Synergiden von Habermann (1906) untersucht.

Die *Ranunculaceen* zeichnen sich überhaupt durch eine gute Ausbildung des Fadenapparates aus.

Ranunculus acer. Die Embryologie schildert Schürhoff (1915). Der Embryosack wird in normaler Weise angelegt. Im reifen Embryosack sind die Polkerne bereits verschmolzen. Die Synergiden zeigen deutlich ihre Vakuolen, die unterhalb der Kerne liegen, der Fadenapparat ist sehr

gut ausgebildet und bleibt nach der Befruchtung noch lange zu erkennen; im älteren Zustande sind bei ihm die einzelnen Fäden nicht mehr erkennbar, sondern er färbt sich homogen und zeigt sich nach unten ausgefranst. Er bildet gewissermaßen einen Verschluß der Mikropyle.

Die Antipoden wachsen zu wirklichen Riesenzellen aus; in den größten Kernen ist anscheinend das Stadium der Prophase erreicht. Die riesenhaften Chromosomen haben sich herausgesondert und sind miteinander nur noch durch kleine Brücken verbunden, die Kernwand ist häufig aufgelöst oder nicht mehr zu erkennen. In einigen Fällen ist auch eine Längsspaltung der Chromosomen zu sehen.

Im Endosperm von *Ranunculus acer* fand sich häufig eine unregelmäßige Kernvermehrung durch Riesenwachstum der Kerne und nachfolgende Amitosen dieser Riesenkerne.

Über die Entwicklungsgeschichte von *Ranunculus septentrionalis*, *R. multifidus* und *R. abortivus* berichtet Coulter (1898). Bei *R. septentrionalis* beobachtete er bis zu acht Embryosackmutterzellen in einer Samenanlage. In einem Falle waren mehrere Embryosäcke in einer Samenanlage ausgebildet, von denen zwei zweikernig und einer vierkernig war. Auch bei *R. multifidus* und *R. abortivus* wurden gelegentlich zwei Embryosackmutterzellen beobachtet.

Die Antipodenzellen liegen auf einem Vorsprung des Nuzellus nebeneinander, wie dies z. B. auch für *R. lingua* von Ernst (1908) abgebildet wird.

Batrachium longirostre. Die Entwicklungsgeschichte wird von Riddle (1905) beschrieben. Sie gleicht der von *Ranunculus* völlig. Häufig treten mehrere Embryosackmutterzellen auf.

Ficaria ranunculoides. Kindler (1914) untersuchte den Zusammenhang der bekannten sehr geringen Fruchtbarkeit mit der vegetativen Fortpflanzung durch Bulbillen. Der wichtigste Grund für die Sterilität von *Ficaria* liegt darin, daß der Embryosack nur sehr selten normal entwickelt ist, meist hingegen mehr oder minder weitgehende Degenerationserscheinungen aufweist.

Endospermbildung tritt oft unabhängig von der Befruchtung auf und wird wahrscheinlich schon durch die Anwesenheit des Pollenkorns auf der Narbe oder des Pollenschlauches im Griffel hervorgerufen. Auch die Antipoden scheinen durch die Anwesenheit des Pollens auf der Narbe zu weiterem Wachstum angeregt zu werden.

Souèges (1914) fand bei *F. ranunculoides* etwa 6 Chromosomen in der haploiden Generation, d. h. nur halb soviel wie bei den meisten anderen *Ranunculaceen*. Die Antipoden sind sehr groß, sie bleiben einkernig und sind auf einem Zellhügel gelagert, sie bleiben bei der Entwicklung der Frucht sehr lange erhalten.

Thalictrum. Die Antipodenentwicklung von *Th. aquilegiaefolium* L., *Th. minus* L. und *Th. galioides* Nestler wurde von Huß (1906) untersucht. Die Antipoden sind meistens mehrkernig.

Thalictrum purpurascens pflanzt sich nach den Untersuchungen Overtons (1902 und 1904) zum Teil apogamisch fort. Es findet aber auch noch normale Befruchtung statt.

Die normale Entwicklung findet in der Weise statt, daß die Embryosackmutterzelle die Reduktionsteilung ausführt und vier Tochterzellen bildet. Die haploide Chromosomenzahl beträgt 24, wie Overton (1909)

seine früheren Zählungen berichtigte. Die innerste Tochterzelle wird zum Embryosack. Im reifen Embryosack fallen besonders die Antipoden auf, deren Kerne sich oft durch Amitose vermehren. Bei der apogamen Entwicklung führt die Embryosackmutterzelle keine Reduktionsteilung aus, so daß die diploide Chromosomenzahl in allen Kernen des Embryosackes erhalten bleibt. Doch scheint der Kern der Embryosackmutterzelle selbst in den Fällen, wo er keine Reduktionsteilung durchmacht, wenigstens deren Prophasen aufzuweisen. Die Polkerne verschmelzen stets. In den parthenogenetischen Blüten setzt die Endospermbildung regelmäßig vor der ersten Teilung der Eizelle ein.

Die Entwicklung der Pollenkörner ist normal.

Eine merkwürdige Erscheinung bietet oft der Fadenapparat der Synergiden bei *Th. purpurascens* nach Habermann (1906). Nach der Flemmingschen Dreifachfärbung sind statt des Fadenapparates stark violett gefärbte Kappen sichtbar, die auch teilweise wabig, aber stark verquollen erscheinen. Es handelt sich hier anscheinend um degenerative Vorgänge im Anschluß an den Geschlechtsverlust.

Ausführlich berichtet Overton (1909) über die Prochromosomen von *Thalictrum purpurascens*.

Thalictrum Fendleri. Von Day (1896) wurde bereits angegeben, daß diese Art Samen ansetzt bei Abwesenheit männlicher Pflanzen. Es dürften hier gleiche Verhältnisse wie bei *Th. purpurascens* vorliegen.

Thalictrum minus, das keine Apogamie zeigt, hat nach Overton (1909) die haploide Chromosomenzahl 12.

Thalictrum dioicum. Hier wurde die Notwendigkeit der Bestäubung ausdrücklich festgestellt. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes wird von Mottier (1895) beschrieben.

Adonis. Die Antipoden von *Adonis aestivalis* L. und *vernalis* L. sind klein und bald ein- bald zweikernig, sie degenerieren sehr bald (Huß 1906). Für *A. dahurica* wird die Haploidzahl 12 angegeben (Takamine 1916).

Familie Lardizabalaceae.

Archespor einzellig, vier Makrosporen.

Akebia quinata. Velser (1913) stellte die haploide Chromosomenzahl 16 fest. Die Samenanlagen gelangen erst nach der Bestäubung zu voller Entwicklung; in unbestäubten Blüten wird höchstens das Stadium des zweikernigen Embryosackes erreicht. Die Samenanlagen sind anatrop; sie werden von zahlreichen, Schleim absondernden Papillen umgeben, die der Wand der Fruchtknotenhöhle entspringen. Jede Samenanlage zeigt stets nur eine Embryosackmutterzelle, die vier Makrosporen bildet; die beiden unteren Makrosporen liegen übereinander, die beiden oberen nebeneinander. Die ganze Ausbildung des Embryosackes und der Pollenkörner erfolgt nach dem normalen Angiospermentypus. Die in den weiblichen Blüten vorkommenden Staminodien bringen es nie weiter als bis zum Stadium der Pollenmutterzellen.

A. lobata besitzt ebenfalls die Haploidzahl 16 (Kuwada 1916 bei Islikawa 1916).

Familie Berberidaceae.

Archespor einzellig, vier Makrosporen.

Die Antipoden von *Epimedium* und *Berberis* zeigen nach Huß (1906)

keine Besonderheiten. Schon Hofmeister (1859) macht darauf aufmerksam, daß die Antipoden bei *Berberis vulgaris* klein sind.

Podophyllum peltatum. Mottier (1897) zählte beim Gametophyten 8 Chromosomen. Er berichtet ausführlich über die Reduktionsteilung, Spindelbildung und Anlage der Zellplatte. Über die Kernteilungen in der Wurzelspitze liegt eine Arbeit von Richards (1909) vor.

De Litardière (1921) gibt als Haploidzahl gegenüber Mottier und Overton die Zahl 6 an. Die Angabe Overtons, daß sich in der Telophase zwischen den Chromosomen keine Anastomosen bildeten, konnte de Litardière nicht bestätigen. Nach de Litardière (1925) ist die Ausstoßung von Chromatinsubstanz auf eine Kerndegeneration zurückzuführen, obwohl die Kerne noch ein normales Aussehen haben.

Nach Huß (1906) finden sich drei einkernige Antipoden. Einmal wurden in einem Embryosack zwei Eiapparate, zwei primäre Endospermkerne und sieben Antipoden beobachtet.

Podophyllum Emodi Wall. besitzt nach de Litardière (1921) die Haploidzahl 6.

Mahonia aquifolia. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosacks aus der untersten der vier Makrosporen beschreibt Jönsson (1881).

Berberis stenophylla (= *B. Darwinii* × *B. empetrifolia*). Dieser sterile Bastard zeigt nach Tischler (1903) normale Embryosackentwicklung und normalen Pollen.

Epimedium pinnatum Fisch. Die Haploidzahl beträgt 6 nach de Litardière (1921).

Jeffersonia diphylla. Nach Andrews (1895) entwickelt sich eine hypodermale Zelle zur Makrosporenmutterzelle, die vier Makrosporen bildet. Die Antipodenzellen sind ungewöhnlich groß und stets einkernig. Sie nehmen etwa die Hälfte des Embryosackes ein. Der reife Embryosack reicht nicht bis zur Mikropyle, sondern besitzt eine Nuzelluskappe aus etwa sechs Zellschichten.

Familie Menispermaceae.

Disciphania Ernstii Eichl. Nach Ernst (1913) findet die Embryobildung auf apomiktischem Wege statt. Er vermutet Parthenogenesis und nicht Adventivembryobildung, weil letztere mit Polyembryonie verbunden zu sein pflegt, diese aber bei *Disciphania* nach seinen Erfahrungen nicht vorkommt.

Familie Magnoliaceae.

Die Pollenentwicklung von *Magnolia* schließt sich dem monokotylen Typus an, da die erste Scheidewandbildung nach der Reduktionsteilung erfolgt (Guignard 1898). Nach Farr (1918) erfolgt ferner die Tetradenteilung der Pollenmutterzelle nach dem Furchungsschema. Die Endospermentwicklung erfolgt nach dem zellulären Typus. Zuerst werden zwei Tochterzellen gebildet, von denen sich die mikropylare jedoch schneller mit Gewebe ausfüllt.

Magnolia virginiana L. hat nach Maneval (1914) die haploide Chromosomenzahl 19. Das Endosperm ist von Anfang an zellulär. Doch füllt sich der mikropylare Teil schneller mit Zellen als der chalazale. Wir finden hier also einen Übergang zu *Ceratophyllum.* Das reife Pollenkorn enthält zwei Kerne. Die Tetradenbildung der Pollenkörner erfolgt nach dem Monokotylentypus.

Magnolia Yulan. Guignard (1898) gibt etwa 40 haploide Chromosomen an und Wefelscheid (1911) mehr als 50. In einer Arbeit über die Pollenentwicklung, in der er den Nachweis für Zentrosomen zu erbringen sucht, beschreibt Guignard (1898) auch Teilungen in den Tapetenzellen. Diese sind meistens zweikernig. Wenn nun die beiden Kerne zur Teilung schreiten, vereinigen sich die beiden Kernspindeln und bilden eine gemeinsame Kernplatte, wodurch natürlich die Anzahl der Chromosomen, wie bei jeder Kernverschmelzung, verdoppelt wird.

Eine genaue Beschreibung der Teilung des primären Pollenkerns und der Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative wird von Wefelscheid gegeben. „Die Teilung des generativen Kerns geht allem Anschein nach nicht mehr im Pollenkorn selbst vor sich."

Magnolia obovata hat nach Andrews (1901) etwa 48 haploide Chromosomen, nach Wefelscheid (1911) mehr als 50.

Magnolia Soulageana Hort. (= *Yulan* × *obovata* oder Var. von *Yulan*) hat nach Guignard (1898) etwa 40 haploide Chromosomen.

Magnolia Lenneana Hort. (= *Yulan* × *obovata*) besitzt nach Wefelscheid (1911) mehr als 50 Chromosomen in der haploiden Generation.

Liriodendron tulipifera. Maneval (1914) fand 19 haploide Chromosomen. Die unterste der vier Makrosporen entwickelt sich zum normalen achtkernigen Embryosack.

Die Pollentetraden entstehen nach dem Monokotylentypus. Das reife Pollenkorn enthält eine generative und eine vegetative Zelle.

Drymis Winteri. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Strasburger (1905) etwa 36. Die Entwicklung des Embryosackes ist normal, die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Der Pollen ist nach Wille (1886) ein Tetradenpollen wie bei den *Ericaceen.*

Familie Calycanthaceae.

Pollentetradenbildung simultan, Pollen zweikernig.

Es werden nach Longo (1898) in jeder Samenanlage eine Anzahl Archesporzellen angelegt. Befruchtung findet nach Peter (1920) nicht statt; es werden Nuzellarembryonen gebildet (Schürhoff 1922). Endosperm zellular.

Calycanthus floridus. Für *Calycanthus floridus* gibt Overton (1905 und 1909) 12 haploide Chromosomen an, von denen eins bedeutend länger als die übrigen ist. Er beschreibt die Mikrosporenentwicklung mit besonderer Berücksichtigung der Prochromosomen. Über die Art der Tetradenbildung finden sich keine Angaben. Aus Abb. 19 Taf. II (1909) zeigt sich jedoch, daß keine deutliche Zellplatte angelegt ist.

Nach Jönsson (1881) werden mehrere Embryosackmutterzellen ausgebildet.

Nach den Untersuchungen von Peter (1920) besitzt *C. floridus* 12 Chromosomen. Es wird ein vielzelliges Archespor gebildet, jede Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen; zuerst nehmen die chalazalen Makrosporen an Größe zu, doch wächst bald eine mikropylar gelegene Makrospore zum Embryosack heran, der jedoch nur mangelhaft ausgebildet wird. Die Antipoden gehen kurz nach ihrer Bildung zugrunde. Samenbildung findet nicht statt.

Calycanthus occidentalis. Nach Peter (1920) finden sich als Mittel acht bis zehn Archesporzellen. Die Haploidzahl ist 10.

Zuerst entwickeln sich einige chalazale Makrosporen, degenerieren aber; zuletzt entwickelt sich eine an der Nuzelluskappe gelegene Makrospore. Der Eiapparat wird meist nur unvollständig ausgebildet und degeneriert. Die Nuzelluszellen dringen dann in den oberen Teil des Embryosackes ein, gehen aber stets zugrunde, bis ein genügend großes Endosperm gebildet ist. Die Endospermbildung geht in der Weise vor sich, daß die Polkerne sich trennen und der eine degeneriert, während der andere sich teilt. Wir hätten hier also den bisher einzigen Fall einer haploiden Endospermbildung (siehe aber die Untersuchungen von Schürhoff).

Chimoranthus praecox besitzt nach Peter (1920) ein vielzelliges Archespor; es finden ebenfalls Nuzellarsprossungen statt, doch werden keine Embryonen gebildet, da die Endospermbildung unterbleibt.

Calycanthus fertilis, floridus und *occidentalis* wurden von Schürhoff (1922) untersucht. Die Haploidzahl bei allen dreien ist 12. Die Pollen zeigen viele Unregelmäßigkeiten, wie sie für Bastardpollen angegeben werden. Die Embryobildung erfolgt durch Ooapogamie. Bei der Reduktionsteilung wird durch doppelte Spaltung die Diploidzahl wiederhergestellt.

Familie Anonaceae.

Pollentetradenbildung nach dem sukzedanen Typus. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus.

Anona. Die Entwicklung des Pollens stimmt nach Samuelsson (1914) mit derjenigen von *Magnolia* fast völlig überein und schließt sich somit dem sukzessiven (monokotylen) Teilungstypus am nächsten an.

Anona Cherimolia Mill. Die unterste der vier Makrosporen wird zum Embryosack. Die Bildung des Endosperms erfolgt nach Nicolosi-Roncati (1903, 1904) durch sukzessive Zellteilung.

Asimina triloba. Die Endospermbildung erfolgt nach Herms (1907) durch sukzessive Zellteilung.

Uvaria Lowii. Das Endosperm wird nach Voigt (1888) durch sukzessive Zellteilung gebildet.

Familie Lauraceae.

Vielzelliges Archespor; Pollentetraden nach dem Monokotylentypus.

Cinnamomum. Die Pollenentwicklung von *Cinnamomum Sieboldii* Meißn. und *C. ceylanicum* wurde von Täckholm und Söderberg (1918) untersucht.

Die Tapetenzellen wandern spät in das Pollenfach hinein und legen sich um die Pollenkörner, ein echtes Periplasmodium wird jedoch nicht gebildet.

Die haploide Chromosomenzahl ist 12.

Die Zellwandbildung in den Pollenmutterzellen verläuft sukzedan, also nach dem Monokotylentypus.

Im Nuzellus ist ein mehrzelliges Archespor vorhanden; mehrere Makrosporen wachsen zu Embryosäcken aus, nur einer aber gelangt zur vollen Entwicklung. Dieser verlängert sich nach oben und dringt mit seiner Spitze bis an die Oberfläche des Nuzellus vor.

19. Reihe Rhoeadales.

Die Endospermentwicklung folgt dem nuklearen Typus. Manche Arten besitzen dreikernige Pollenkörner, z. B. *Papaver bracteatum*, ferner die *Cruciferen*.

Familie Papaveraceae.

Die *Papaveraceen* besitzen große Antipoden, besonders *Hypecoum*. Die Antipoden sind einkernig, in Dreizahl vorhanden und besitzen im oberen Plasma eine Vakuole.

Eschholtzia. Die Entwicklungsgeschichte wird von Shaw (1904) beschrieben. Bemerkenswert ist die starke Ausbildung der Antipoden.

Für *E. aurantiaca*, *E. californica*. *E. Douglasii* und *E. caespitosa* (= *tenuifolia*) gibt Winge (1925) die Haploidzahl 6 an.

Hypecoum procumbens. Die drei Antipoden wachsen nach Huß (1906) zu bedeutender Größe heran. Bemerkenswert ist auch das starke Wachstum der Synergiden und besonders der Synergidenkerne. Die Synergiden bleiben nach der Befruchtung erhalten und wachsen zu Riesenzellen heran, was schon Hegelmaier (1878) beschreibt.

Chelidonium majus besitzt nach Boenicke (1911) die haploide Chromosomenzahl 8. Die Embryoentwicklung beschreibt Hegelmaier (1878). Die Antipodenentwicklung schildert Huß (1906).

Die Embryosackentwicklung beschreibt Shaw (1904).

Sanguinaria canadensis. Die Entwicklung des Embryosacks wird von Surface (1905) angegeben. Die Antipoden sind häufig zweikernig.

Die Embryosackentwicklung, insbesondere die großen Antipoden werden auch von Shaw (1904) angegeben.

Glaucium. Die Embryologie wird von Hegelmaier (1878), die Antipodenentwicklung von Huß (1906) beschrieben.

Für *Glaucium luteum* wird von Hegelmaier (1878) die Bildung von Synergidenembryonen angegeben.

Papaver bracteatum. Strasburger (1884) fand dreikernige Pollenkörner.

Über die Entwicklungsgeschichte von *Papaver* berichtet Vesque (1878). Die Antipodenentwicklung wird von Huß (1906) dargelegt. Einmal wurde bei *P. Rhoeas* eine zweikernige Antipode beobachtet. Endlich fanden sich sowohl bei *P. Rhoeas* als auch bei *P. dubium* fünfzellige Antipodengruppen vor.

Papaver orientale. Die Haploidzahl ist nach Tahara (1915) 21.

Papaver somniferum. Tahara (1915) stellte als Haploidzahl 11 fest.

Papaver somniferum × *P. orientale*. Yasui (1921) untersuchte das Verhalten der Chromosomen während der Reduktionsteilung bei diesem künstlich erhaltenen Bastard. In der Prophase legen sich die geminibildenden Chromosomen mit den Enden aneinander, die erste meiotische Teilung ließ elf zweiwertige und zehn einwertige Chromosomen erkennen. Jene treten gleichzeitig oder in zwei Gruppen nacheinander in die Anaphase ein, die übrigen folgen, einige bleiben dabei im Zytoplasma liegen. Das wiederholt sich auch bei der zweiten Teilung. Man bemerkt dann im Zytoplasma teils isolierte Chromosomen, teils umgeben sich einzelne oder kleine Gruppen mit einer Membran und bilden dann „Miniatur"-Kerne. Mitunter vereinigen sich zwei Tochterkerne der ersten Teilung oder zwei Kerne, die zu verschiedenen Spindeln der zweiten Teilung gehören. Das erinnert dann sehr an Amitosen und führt zur Bildung diploider Pollenkörner. Diese zeigen zahlreiche Anomalien in Gestalt und Größe, offenbar aber auch in der Verteilung der Erbsubstanzen. Das bewirkt die Entstehung neuer Variationen, in vielen Fällen aber auch die Unfruchtbarkeit des Pollens.

Äußerlich ist die F_1-Generation kräftiger als die Stammpflanzen, die größere Ähnlichkeit besteht zum ♂-Elter.

Über *Papaver*-Hybriden liegt eine wichtige Veröffentlichung von Ljungdahl (1922) vor. Die Grundzahl der Chromosomen ist 7 und 11. Die Haploidzahl 7 findet sich z. B. bei *P. atlanticum*, *P. lateritium*, *P. persicum*, *P. tauricolum*, *P. hybridum*, *P. nudicaule*-Formen, *P. alpinum*-Formen, mehrere *Rhoeas*-Formen.

Ferner findet sich die Haploidzahl 14 (*P. pilosum*, mehrere *P. dubium*-Formen), 21 (*P. orientale*), 35 (*P. nudicaule* var. *striatocarpum*), 11 (*P. somniferum*), 22 (*P. setigerum*).

Bei Bastarden aus verschiedenchromosomigen Eltern können entweder die ♂ und die homologen ♀ Chromosomen sich in der Diakinese vereinigen, die andern überzähligen bleiben dann frei, oder es können sich z. B. die ♀ + ♀ vereinigen, dann bleiben die ♂ frei, oder drittens beide Fälle können gleichzeitig eintreten.

Bei *Papaver striatocarpum* (x = 35) × *P. nudicaule* (x = 7) verlaufen die Mitosen ganz regelmäßig, also kann nur der dritte Fall realisiert sein. Als Autosyndese bezeichnet Ljungdahl den Fall, wo bei der Geminibildung die konjugierenden Chromosomen derselben Gamete entstammen (= Autokonjugation, Selbstbindung). Als Allosyndese (Allokonjugation, Kreuzbindung) wird die Bindung homologer ♂ und ♀ Chromosomen bezeichnet.

Hexaploide Formen werden durch Kreuzung einer diploiden (x = 7) und einer dekaploiden (x = 35) Art geschaffen. Durch Rückkreuzung mit dem *nudicaule*-Elter (x = 7) erhält man tetraploide Formen, durch Rückkreuzung mit dem *striatocarpum*-Elter oktoploide.

Dicentra. Die Entwicklung des Embryosackes von *Dicentra* (*Diclytra*) *mirabilis* wird von Jönsson (1881), die von *Diclytra speciosa* von Vesque (1878) beschrieben. Über die Antipoden von *Dicentra spectabilis* berichtet Huß (1906).

Corydalis. Für *Corydalis pumila* gibt Němec (1910) etwa 16 diploide Chromosomen an.

C. solida. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet (Hofmeister 1858).

Über die mehrkernigen Keimträger bei *Corydalis cava* berichtet Hegelmaier (1880). Strasburger (1880) beschreibt die Kernverschmelzungen in mehrkernigen Zellen des Endosperms, ebenso Tischler (1900).

Die gleichen Vorgänge im Endosperm finden sich nach Strasburger (1880) auch bei *Corydalis pallida.*

Über die Antipoden von *C. nobilis* und *cava* berichtet Huß (1906).

Die Embryologie von *Coryd. cava* und *abroleuca* beschreibt Hegelmaier (1878).

Fumaria. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Fumaria officinalis* beschreibt Jönsson (1881). Die Embryologie von *F. Vaillantii* stellt Hegelmaier (1878) dar.

Über die Antipoden von *F. officinalis* und *Vaillantii* berichtet Huß (1906).

Familie Capparidaceae.

Cleome paradoxa. Nach Tischler (1921) ist die Haploidzahl 16.

Cl. spinosa L. besitzt nach Taylor (1925) die Haploidzahl 19.

Familie Cruciferae.

Die Pollen sind dreikernig. Die Antipoden zeigen keine Besonderheiten. Bei der Embryosackentwicklung wird der Nuzellus fast völlig verdrängt. *Capsella* besitzt ein Suspensor-Haustorium.

Nach Vandendries (1909) gibt es unter den *Cruciferen*-Arten, wo der Nuzellus in allen Zellen Archesporcharakter besitzt, abgesehen von der Epidermis z. B. bei *Cardamine pratensis* und *Sisymbrium taraxacifolium*. Andere Arten (*Sisymbrium officinale*, *S. Thalianum*, *Capsella bursa pastoris*) zeigen ein fortschreitendes Sterilwerden der Nuzelluszellen. Bei *Barbarea vulgaris*, *Thlaspi arvense* und *Draba verna* ist nur eine Embryosackmutterzelle vorhanden. Der Embryosack entwickelt sich aus der innersten Tetradenzelle. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung. Die Antipoden degenerieren frühzeitig. Die reifen Pollenkörner enthalten bereits zwei generative Kerne, die vor dem vegetativen Kern in den Pollenschlauch eintreten. Die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Endospermkern geht der Eibefruchtung voraus.

In der Chalazaregion findet eine frühzeitige Hypertrophie des Endospermgewebes statt. Die Innenschicht des inneren Integuments bildet ein mit Proteinstoffen gefülltes Epithel, das bald degeneriert und so für den Embryo eine Höhlung schafft.

Lepidium sativum. Die „doppelte Befruchtung" wurde von Guignard (1902) beschrieben. Das reife Pollenkorn enthält bereits die beiden Spermakerne.

Biscutella erigerifolia. Die Pollenkörner enthalten nach Elfving (1878) drei Kerne.

Iberis pinnata hat nach Laibach (1907) die haploide Chromosomenzahl 8.

Cochlearia. Von Crane und Gairdner (1923) werden folgende Diploidzahlen angegeben.

C. officinalis und *C. alpina* = 28, *C. danica* = 42.

C. officinalis × *danica* = 35, in der F_2-Generation 28—40.

Ebenso waren die Chromosomenzahlen einiger als „anglica" und „officinalis" bestimmten Pflanzen zwischen 24 und 50 schwankend, so daß es sich hier augenscheinlich um Bastarde handelte.

Alliaria officinalis. Winge (1917) gibt als Haploidzahl etwa 18—20 an.

Sisymbrium strictissimum. Laibach (1907) zählte acht Chromosomen im Gametophyten.

Brassica. Karpetschenko (1923) gibt folgende Haploidzahlen an:

Br. Napus = 18,
Br. juncea = 18,
Br. Rapa = 10,
Br. campestris = 10,
Br. chinensis = 10,
Br. oleracea = 9 (bei zwei englischen Sorten 18),
Br. („Schnittkohl") = 9,
Br. nigra = 8.

Shimotomai (1925) gibt folgende Haploidzahlen an:

Br. oleracea L. var. *capitata* L. = 9,
Br. oleracea L. var. *acephala* D.C. = 9,
Br. oleracea L. var. *gemmifera* Zenk. = 9,

Br. campestris L. f. = 10,
Br. campestris L. var. *dentata* = 10,
Br. pekinensis Rupr. = 10,
Br. rapa L. f. = 10,
Br. chinensis L. = 10,
Br. japonica Sieb. = 10,
Br. cernua Hemsl. = 18,
Br. juncea Coss. = 18.

Für *Br. campestris* L. hatte Takamine (1916) die Haploidzahl 10 bereits angegeben. Für *Br. oleracea* f. *cult.* gibt auch Winge (1925) die Haploidzahl 9 an.

Brassica napus besitzt nach den Untersuchungen von Laibach (1907) 16 Chromosomen in der haploiden Generation.

Sinapis alba. Als Haploidzahl gibt Karpetschenko (1923). 12 an.

S. dissecta. Nach Karpetschenko (1923) beträgt die Haploidzahl 12.

Raphanus raphanistrum. Die Haploidzahl ist 9 (Karpetschenko 1923).

R. sativus. Die Haploidzahl beträgt nach Karpetschenko (1923) 9.

Raphanus sativus × *Brassica oleracea.* Beide Eltern haben nach Karpetschenko (1924) die Haploidzahl 9. In den Pollenmutterzellen treten 18 ungepaarte Chromosomen auf, ihre Verteilung in der ersten und zweiten Teilung ist unregelmäßig; außer Tetraden werden Gruppen von 2, 3 bis 7 Zellen gebildet. Nur wenige Pollenzellen der Bastarde gelangen zur vollständigen Entwicklung, die meisten degenerieren. Die Bastarde erweisen sich als steril. In der einzigen beobachteten Metaphase der Embryosackmutterzelle fanden sich dagegen 9 Paare.

Cardamine. Nach Vandendries (1912) bildet die Entwicklung der Makrosporen von *Cardamine* ein neues Beispiel fortschreitenden Sterilwerdens der Nuzelluszellen.

C. pratensis und *C. amara* haben ein Archespor, das mehrfache Tetraden zur Entwicklung bringt. *C. hirsuta* und *C. silvatica* haben drei Archesporzellen, aber nur eine entwickelt sich zur Tetrade. Bei *C. impatiens* ist der Archesporcharakter des Nuzellus ganz geschwunden und nur eine Archesporzelle vorhanden.

Cardamine pentaphylla besitzt nach Schwarzenbach (1922) die Haploidzahl 24. *C. polyphylla* und *C. pinnata* ebenfalls.

C. bulbifera hat 30—32 Chromosomenpaare und 6—9 einzelne Chromosomen. Zusammen also 68—72 Einzelchromosomen, wahrscheinlich aber 48 Chromosomenpaare, da die „Einzelchromosomen" wahrscheinlich auch Chromosomenpaare darstellen. Die Haploidzahl wäre daher 48. Es finden sich degenerierende Pollen und zweikernige Pollen als Störung der homöotypischen Teilung. (Schwarzenbach 1922.)

C. pentaphylla × *polyphylla.* Haploidzahl 24 Chromosomen. Pollenkörner mit verschiedenen Abnormitäten.

Das Archespor der *Dentaria*-Arten schließt sich dem von *C. amara* an. Es ist mehrzellig, von den Tetraden ist aber nur eine entwickelt.

Eine physiologische beachtenswerte Erscheinung ist in den Chalaza-Embryosäcken die Umkehrung der Polarität.

Bei *Cardamine bulbifera* sind 6—12 Archesporzellen vorhanden, deren Kerne meist das Synapsisstadium zeigen. Die Tetradenteilung wird von den meisten dieser Archesporzellen ausgeführt, doch ganz ungleichzeitig. Auf diese Weise entsteht in den Samenanlagen kaum mehr als ein fertig ausgebildeter Embryosack. (Schwarzenbach 1922.)

Lunaria biennis. Laibach (1907) gibt 12 haploide Chromosomen an.

Capsella bursa pastoris. Die haploide Chromosomenzahl ist nach Rosenberg (1904) und Laibach (1907) 16. Nach Guignard (1881) erfolgt das Wachstum des Embryosackes schon sehr früh auf Kosten des umgebenden Nuzellus. Wenn nach dem dritten Teilungsstadium des Embryosackkerns in jedem Ende des schon ziemlich gebogenen Embryosacks vier Kerne vorhanden sind, liegt dieser schon überall dem inneren Integument an, mit Ausnahme seines unteren, dem Nuzellusrest aufliegenden Endes. Der untere Teil dieses Nuzellusrestes tritt schon in diesem Stadium durch stärkere und widerstandsfähigere Membranen hervor und bildet die Anlage jenes Gewebepfostens, der später eine Zeitlang, dem Chlorophyllgehalt und den großen Kernen nach zu schließen, assimilierend und stoffleitend tätig ist. Die Antipoden sind nach Lötscher (1905) nur als freie Kerne ausgebildet. Die „doppelte Befruchtung" wurde von Guignard (1902) beschrieben.

Der achtkernige Embryosack ist normal. Die Verschmelzung der beiden Polkerne findet erst spät statt. Der sekundäre Embryosackkern liegt ganz nahe der Eizelle. Von den Antipoden sind nur die Kerne ausgebildet. Die Spermakerne sind eiförmig. Nach ihrer Vereinigung mit den weiblichen Kernen werden sie größer und zeigen ein granuliertes Aussehen. Erst nachdem sich vier Endospermkerne gebildet haben, setzt die Teilung der Eizelle ein. Das Endosperm bildet zuerst einen protoplasmatischen Wandbeleg.

Von Rosenberg (1904) werden die Prochromosomen von *Capsella* beschrieben und dabei festgestellt, daß sich in der großen Suspensorzelle die Prochromosomen der Länge nach geteilt haben.

Draba (= *Erophila*) *verna.* Bannier (1923) untersuchte drei verschiedene Sorten von *Erophila verna*, sie zeigten bedeutende Unterschiede in ihren Kernen: a) diploid 12 kurze und dicke, paarige Chromosomen, b) 24 schlankere Chromosomen, die sehr deutlich paarig sind. Die Pollenbildung ist bei allen drei Sorten normal, aber viele Pollenkörner sterben frühzeitig ab oder vermögen nur einen ganz kurzen Pollenschlauch zu bilden. In den Embryosackmutterzellen beginnt die Teilung heterotypisch, doch unterbleibt die Bildung der Gemini und die Reduktion. Die Eizellen sind diploid und entwickeln sich ohne Befruchtung.

Es sei hervorgehoben, daß auch hier Apogamie mit Polymorphismus zusammengeht.

Zu a) gehören die Kleinarten: *E. cochleoides*, *E. violaceo-petiolata*, zu b) *E. confertifolia.* Bei *E. violaceo-petiolata* wurde eine zytologische Besonderheit gefunden, nämlich Zerfall der Chromosomen während der Teilungsstadien in bis zu 100 Teilchen, welche in der Telophase wieder zu normalen Chromosomen zusammenschmelzen.

Gegenüber den Angaben von Bannier gibt jedoch Winge (1925) folgende Chromosomenzahlen an: *E. cochleoides* hat nicht die Haploidzahl 6, sondern 7; *E. confertifolia* hat nicht die Haploidzahl 12, sondern 15, und *E. violaceo-petiolata* hat nicht die Haploidzahl 6, sondern 35 oder nahe hieran.

Stenophragma Thalianum. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Laibach (1907) 5, was von Winge (1925) bestätigt wird.

Alyssum macrocarpum. Die Embryologie beschreibt Riddle (1898). Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, deren innerste zum Embryosack wird. Der reife Embryosack ist gekrümmt und hat alle Zellen des Nuzellus verdrängt. Die Antipoden zeigen normale Größe; sie verschwinden während der Entwicklung des Embryo. Das Endosperm ist einschichtig, die Zellwandbildung erfolgt simultan. Besondere Beachtung verdient die eigenartige Ausbildung des Endosperms in der Antipodengegend, wo das Endosperm ein dichtes abgegrenztes, thallusähnliches Gewebe bildet.

Alyssum saxatile, *A. Wierzbikii* und *A. argenteum* besitzen nach Laibach (1907) 8 Chromosomen in der haploiden Generation.

Hesperis matronalis. Strasburger (1848) gibt dreikernige Pollenkörner an.

Matthiola incana. Bei gefüllten und ungefüllten Blüten stellte Allen (1924) die Haploidzahl 7 fest.

Frost und Mann (1924) berichten über Mutanten, die durch unterbliebene Paarung zweier Chromosomen entstanden sind. An Stelle der normalen Gameten mit der Haploidzahl 7 entstehen dann solche mit der Haploidzahl 8 und liefern mit anderen Stöcken Pflanzen mit der Diploidzahl 15. Kreuzt man diese wieder untereinander, so besteht die Nachkommenschaft teils aus normalen Pflanzen, teils aus den Elternformen, teils aus den gemischten Elternformen. Die Pollenmutterzellen der letzteren enthalten 9 Chromosomen (7 bivalente und 2 univalente), und die Kerne der Wurzelspitzen besitzen 16 Chromosomen.

Moricandia arvensis D. C. Schweidler (1910 und 1912) beschreibt traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte in den Blättern, und zwar treten bei Verletzung der Blattepidermis aus besonders gebauten Palissadenzellen Zellsaft und Zellkerne mit großer Gewalt und Schnelligkeit in die der Wunde anliegenden Epidermiszellen über. Als Ursache für den Übertritt betrachtet Schweidler die plötzliche Erniedrigung des Turgors in den Epidermiszellen.

Familie Tovariaceae.

Pollen zweikernig; Archespor einzellig, zwei Integumente, Schichtzelle, Embryosack normal. Endosperm nuklear.

Tovaria pendula. Nach eigenen Untersuchungen ist die Samenanlage anatrop, sie besitzt zwei Integumente, das äußere Integument entwickelt sich schneller als das innere, das Archespor ist einzellig, eine Schichtzelle wird abgegeben, die sich mehrmals teilt. Vier Makrosporen werden gebildet, von denen sich die chalazale zum Embryosack entwickelt. Der Embryosack ist achtkernig, der Nuzellus wird durch den Embryosack nicht völlig verdrängt. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet.

Die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen erfolgt nach dem simultanen Typus, die reifen Pollen sind zweikernig. Die Tapetenzellen sind ebenfalls zweikernig, ein Periplasmodium wird nicht gebildet.

Familie Resedaceae.

Endosperm nuklear.

Reseda odorata. Bei der Endospermbildung fand Strasburger (1880) mehrpolige Spindeln bei der Kernteilung. Der gewöhnlichen, doch mehr oder weniger im Äquator gebrochenen Kernspindel war in mittlerer

Länge eine dritte Spindelhälfte angesetzt, und die drei Spitzen waren so gerichtet, daß sie mit drei Strahlen des umgebenden Plasma zusammenfielen, somit gegen drei benachbarte Zellkerne gerichtet waren. Die Kernplattenelemente erschienen in der Mitte solcher Figuren angesammelt, doch meist ohne bestimmte Ordnung. Es schien hier also die Möglichkeit einer gleichzeitigen Dreiteilung des Zellkerns gegeben.

Die „Doppelbefruchtung" wird von Guignard (1900) beschrieben.

Familie Moringaceae.

Archespor einzellig, vier Makrosporen, Endospermbildung nuklear.

Moringa oleifera Lam. Archespor einzellig, vier Makrosporen, die innerste zum Embryosack. Durch zwei Teilungen wird das vierkernige Stadium erreicht, dann teilt sich nur noch ein Mikropylarkern. Eiapparat aus drei Zellen, die beiden anderen bilden den sekundären Embryosackkern. Der Embryo soll sich durch freie Kernteilung vermehren !!?? Endosperm nuklear, bis 16 freie Kerne gebildet sind, dann Wandbildung (Rutgers 1923).

20. Reihe Sarraceniales.

Die Pollenkörner sind zweikernig. Archespor einzellig, Embryosackentwicklung normal.

Familie Sarraceniaceae.

Die Endospermbildung erfolgt durch sukzedane Zellteilung. Die Pollenkörner sind zweikernig. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack wird.

Sarracenia purpurea hat nach Shreve (1906), *S. rubra* und *S. variolaris* nach Nichols (1908) die haploide Chromosomenzahl 12. Er beschreibt ferner die doppelte Befruchtung. Die Endospermbildung erfolgt durch sukzessive Zellteilung. Es wird auf diese Weise zuerst eine Längsreihe von acht Zellen gebildet.

Nichols (1908) tritt für einen engen Zusammenhang des Chromatins mit dem Nukleolus ein.

Familie Nepenthaceae.

Nepenthes ampullaria und *N. melamphora*. Die meisten Embryosäcke waren verkümmert, trotzdem verlief die Bildung der Frucht- und Samenschale normal. Der Embryosack ist normal, achtkernig (Stern 1917).

Familie Droseraceae.

Die Endospermbildung erfolgt nach Eichinger (1908) und Samuelsson (1913) nuklear. Die Pollenkörner sind dreikernig und bleiben zu Tetraden verbunden (bei *Drosera*, nicht bei *Drosophyllum*). Einzelliges Archespor, innerste Makrosporen zum Embryosack. Embryosack normal (Lang 1901).

Drosera rotundifolia besitzt nach Rosenberg (1903, 1904, 1909) 10 haploide Chromosomen, *Dr. longifolia* 20, *Dr. filiformis* nach Levine (1916) 10.

Von Huie (1897 und 1899) liegen Untersuchungen über das Verhalten des Kerns bei dem Verdauungsprozeß der Blätter von *Drosera rotundifolia* vor. Das Chromatin des Kerns nimmt bei Fütterung der Blätter mit Eiweiß oder mit verschiedenen anderen Substanzen an Masse zu und soll sich schließlich in acht Chromosomen teilen.

Die Pollenkörner bleiben stets zu Tetraden verbunden, wie bei den *Ericales*. Die Pollenkörner sind nach Rosenberg (1899) dreikernig. Bei der Teilung des generativen Kerns treten nur selten in der Mitte der Verbindungsfasern kleinere Verdickungen auf; eine eigentliche Zellplatte wird dennoch nirgends gebildet, sondern die Kerne mit ein wenig umgebendem Plasma grenzen sich mit einer Hautschicht voneinander und der vegetativen Zelle ab. Hierbei wird die ursprüngliche generative Zelle sehr langgestreckt, in der Mitte eingeknickt und bildet eine V-förmige Figur, dessen beide Schenkel jeder mit einem Kern versehen ist. Die Pollenkörner treiben noch innerhalb der Antherenfächer eine Art Pollenschläuche.

Von Rosenberg (1899) wurden Fütterungsversuche der Blätter mit verschiedenen Substanzen ausgeführt und dabei festgestellt, daß der Kern in den Tentakelzellen während der Verdauung wesentliche Veränderungen zeigt, indem sich das Chromatin zusammenballt. Hervorzuheben sind endlich noch die Kulturversuche von Wurzeln in einprozentiger Peptonlösung, bei denen es zur Auflösung des Phragmoplasten und zur Bildung mehrkerniger Zellen kommt.

Der Bastard von *Drosera rotundifolia* × *Dr. longifolia* hat nach Rosenberg (1903, 1904, 1909) 30 diploide Chromosomen. Dem Anscheine nach paart sich in den Prophasen der Reduktionsteilung nur je ein Chromosom von *Dr. longifolia* mit einem Chromosom von *Dr. rotundifolia*, während die überschüssigen Chromosomen von *Dr. longifolia* ungepaart bleiben.

Bei der Pollenbildung von *Dros. rot.* × *longif.* zeigten sich in der Prophase des ersten Teilungsschrittes stets nur 20 Chromosomen, von denen die Hälfte bivalente, die Hälfte univalente sind. Erstere liegen immer im Äquator der Teilungsfigur, die übrigen mehr oder weniger unregelmäßig außerhalb desselben. In der Anaphase spalten sich die 10 Doppelchromosomen, 10 wandern zu dem einen, 10 zu dem anderen Pole, die kleineren einfachen Chromosomen können beliebig in die Tochterkerne hereingezogen werden. Bei der Bildung der Tochterkerne werden stets viele Chromosomen im Plasma zurückgelassen und können sich zu Zwergkernen umbilden, doch werden sie meistens bald aufgelöst. In den Kernen sind infolgedessen meistens nur 10 Chromosomen, doch werden zuweilen noch einige der ursprünglich einfachen gleichfalls aufgenommen. Schließlich degenerieren die Pollenkörner regelmäßig.

In der homöotypen Mitose fanden sich z. B. in den Tochterkernen die Chromosomen wie folgt ein:

16 + 14; kein Chromosom lag außerhalb in der Kernspindel,
17 + 13; kein Chromosom „ „ „ „ „
16 + 13; ein Chromosom „ „ „ „ „
18 + 12; kein Chromosom „ „ „ „ „
15 + 14; ein Chromosom „ „ „ „ „
15 + 13; ein Chromosom lag außerhalb und eins fehlte.

Von Interesse ist auch die folgende Zusammenstellung Rosenbergs:

Chromosomenzahl	11	12	13	14	15	16	17	18
Zahl der Kerne	1	3	7	3	4	6	1	1

Von den untersuchten 26 Kernen hatten 20 Mittelzahlen zwischen 13—16 Chromosomen. In der nächsten Mitose, die zur Bildung des (genera-

tiven) Antheridialmutterzellkerns führt, fanden sich vor allem Kerne mit 14 Chromosomen.

Leider ist auch dieser interessante Bastard steril, wenngleich Ansätze zur Bildung einer F_2-Generation gemacht werden. An Stelle einer Selbstbestäubung mußte Rosenberg aber dann Rückkreuzung mit einem Elter (Pollen von *Dros. longifolia*) vornehmen.

Dieselben Erscheinungen wie bei der Pollenbildung werden bei der Entwicklung des Embryosacks beobachtet. Auch hier wird fast nie der Embryosack völlig entwickelt; er gelangt gewöhnlich nur bis zum zweikernigen Stadium. Doch war es mitunter auch möglich, bei kastrierten Blüten, deren Narben mit Pollen von *Dr. longifolia* belegt waren, Embryobildung zu erzielen.

Es ergibt sich hieraus, daß die zehn Doppelchromosomen als Vereinigung von 10 väterlichen und 10 mütterlichen aufzufassen sind, die 10 ursprünglich einfachen als die übrigen 10 von *Dr. longif.*, die keine Bindung mit solchen von *Dr. rotundif.* finden können.

Nach Auffassung von Strasburger (1906) entsprechen zwei Chromosomen der *Drosera longifolia* einem Chromosom der *Drosera rotundifolia*. Wäre diese Ansicht richtig, so meint Rosenberg (1906), so müßten bei der Chromosomenpaarung in den Gonotokonten des Bastards, in Vorbereitung der Reduktionsteilung, zwei von *Drosera longifolia* abstammende Chromosomen zu einem von *Drosera rotundifolia* treten. Das sei aber nicht der Fall, vielmehr kopuliere nur ein Chromosom von *Drosera longifolia* mit einem von *Dr. rotundifolia*; zehn Chromosomen von *Dr. longifolia* bleiben ungepaart. Infolgedessen soll nach Rosenberg ein Chromosom von *Dr. longifolia* einem Chromosom von *Dr. rotundifolia* entsprechen; die homologen Chromosomen von *Drosera longifolia* sollen also in den Gonotokonten doppelt vertreten sein. Demnach müßten sie nach Strasburger (1907) in den somatischen Kernen vierfach vertreten sein und diese Zusammengehörigkeit müßte sich auch in der Lagerung der Chromosomen erkennen lassen, da dies wohl nicht zu erwarten sei, hält Strasburger an der Annahme fest, daß man sich jedes Chromosom der *Dr. rotundifolia* bei *Dr. longifolia* quer geteilt zu denken habe.

Die „überzähligen" Chromosomen gelangen in wechselnder Anzahl in die Dyaden- bzw. Tetradenkerne, wobei die Chromosomenanzahl in diesen Kernen eine ziemlich verschiedene wird. Die zurückgelassenen Chromosomen können zu Zwergkernen werden, aber selbst diese scheinen sekundär mit den ihnen zunächst stehenden großen Kernen verschmelzen zu können.

Die Pollentetraden des Bastards zeigen im allgemeinen vier gleiche Komponenten, welche der *Dr. longifolia* entsprechen (Rosenberg 1906). Es kommen aber auch Tetraden vor, welche zwei Pollenzellen von *Dr. rotundifolia* und zwei von *Dr. longifolia* aufweisen.

Die Entwicklung des Embryosackes von *Dr. rotundifolia* wird von Pace (1912) beschrieben.

21. Reihe Rosales.

Die Familien der *Rosales* zeigen weitgehende Unterschiede. Bei den *Hamamelidaceae* und *Rosaceae* wird ein vielzelliges Archespor angelegt, bei den anderen Familien ein einzelliges. Die Endospermbildung erfolgt entweder nach dem nuklearen Typus (*Rosaceen*, *Leguminosen*) oder dem

Helobiae-Typus (*Crassulaceen*, *Saxifragaceen*) oder dem zellularen Typus (*Hydrostachydaceae*) oder es wird überhaupt kein Endosperm gebildet (*Podostemonaceae*). In einigen Familien wird ein großes Suspensorhaustorium angelegt (*Podostemonaceae*, *Hydrostachydaceae* und *Crassulaceae*) oder der Suspensor wird vielkernig und langgestreckt (*Leguminosae*).

Bei den *Rosaceen* finden wir Fälle von Chalazogamie (Endotropismus des Pollenschlauches) und die *Podostemonaceen* haben eigenartigerweise einen Diplopollen, d. h. von jeder Tetrade bleiben je zwei Pollenkörner verbunden und umgeben sich mit gemeinsamer Exine.

Familie Podostemonaceae.

Es liegen Untersuchungen vor von Went (1908, 1910, 1912) über *Oenone Imthurni* und *Mourera fluviatilis*, ferner *Apinagia*, *Lophogyne*, *Rhyncholacis* und *Cladopus*; sowie von Magnus (1913) über *Lawia ceylanica* Tul., *Podostemon subulatus* Gardn., *Dicraea elongata* Tub., *Hydrobrium olivaceum* (Gardn.) Tul. und *Farmeria metzgerioides* (Trimen) Willis.

Die Pollenkörner der *Podostemonaceen* stehen dadurch einzig da, daß sie als Diplopollen ausgebildet sind. Die aus der homöotypischen Teilung hervorgegangenen Protoplasten trennen sich nicht, wie bei der gewöhnlichen Pollenbildung, sondern umgeben sich mit einer gemeinsamen Membran, deren Berührungswand mit zahlreichen Tüpfeln durchsetzt ist, und bilden so das zusammengesetzte Pollenkorn.

Bei *Oenone Imthurni* fand Went (1910) etwa 12—14, bei *Mourera fluviatilis* etwa 14 als haploide Chromosomenzahl. Für *Lawia* konnte Magnus mit einiger Sicherheit 10 Haploidchromosomen nachweisen, für *Podostemon subulatus* etwa 20.

Bei *Lawia* werden die Zellen der die Embryosackmutterzelle umgebenden Hülle an der Spitze früh degeneriert, so daß die Embryosackmutterzelle unmittelbar an das Gewebe des Funiculus anstößt. Bei allen übrigen Formen bleibt die Hülle bis nach der Befruchtung erhalten. Größere Unterschiede zwischen den einzelnen Formen weist der verschmälerte Teil des Nuzellus auf. Bei *Lawia* dehnen sich die Zellen der zentralen Reihe und der umhüllenden Schichten gleichmäßig in die Länge und stehen in der fertigen Samenanlage zu vier bis fünf übereinander. Bei *Podostemon* dehnt sich stärker nur die oberste dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle, während die unteren bald im Wachstum stehen bleiben. Bis zur Fertigstellung des Embryosackes bzw. bis zum beendeten Größenwachstum der Samenanlage bleiben diese Zellen, deren Plasma mehr und mehr verschwindet, erhalten und lösen sich erst dann auf. Bei *Dicraea* und *Hydrobrium* dehnt sich ausschließlich die oberste, dem Embryosack unmittelbar anstoßende Zelle sowohl der zentralen, wie der umhüllenden Zellreihe. Ehe aber noch das erste Längenwachstum der Samenanlage beendet ist, haben sich die Wände dieser Zellen und der ihnen benachbarten aufgelöst und die freigewordenen Protoplasten verschmelzen bald zu einer einheitlichen Protoplasmamasse, in der die Zellkerne der aufgelösten Zellen enthalten sind. Sie erfüllt einen Hohlraum, der an der Seite begrenzt wird von der Kutikula des inneren Integuments, am oberen Ende von der Embryosackmutterzelle bzw. der sie umgebenden Hülle, nach unten zu, also an der Chalaza durch etwas langgestreckte Zellen mit ziemlich großen Kernen und reichlichem Protoplasma. Durch weiteres Wachstum der Samenanlage wird dieser Hohlraum in die Länge gestreckt. Dabei nimmt er bei *Dicraea*

an Protoplasma erheblich ab, und die Zellkerne werden chromatinärmer, während bei *Hydrobrium* noch im reichlichen Protoplasma stark färbbare Kerne liegen, die sich in der Mitte des Hohlraumes zu einem Klumpen zusammenballen. *Oenone Imthurni* und *Mourera fluviatilis* dürften sich im ganzen ebenso verhalten, wenn auch W e n t die Frage offen läßt, ob etwa mehrere übereinanderliegende gedehnte Zellen bei der Bildung des Hohlraumes mitwirken.

Für die Teilung der Embryosackmutterzelle ist es charakteristisch, daß der fertige Embryosack kaum größer ist als die ursprüngliche Embryosackmutterzelle. In allen Fällen teilt sich ihr Kern mit einer heterotypischen Spindel, die in der Richtung der Samenanlage steht. Für *Lawia* konnte als haploide Chromosomenzahl mit einiger Sicherheit 10 bestimmt werden. Der obere der beiden sich bildenden Protoplasten verkleinert sich und rückt immer weiter an das Mikropylenende, wo er sich schließlich zu einer Kappe umformt. Diese ist recht umfangreich bei *Lawia* und späterhin von eigentümlicher Struktur. Sie ist wie von porenartigen verdünnten Stellen durchsetzt, die ihr auf dem Querschnitt ein zackiges Aussehen verleihen. Ziemlich groß ist diese Kappe noch bei *Podostemon*, etwas kleiner bei *Farmeria*, während sie bei *Dicraea* und besonders *Hydrobrium* ein im fertigen Embryosack noch gerade nachweisbares, dunkel gefärbtes, rundliches Gebilde darstellt. *Oenone* und *Mourera* verhalten sich hierin etwa wie *Lawia*. In dieser Zelle kann eine weitere Kernteilung eintreten. Dem entsprechend wurden bei *Farmeria* zwei Kappenzellen beobachtet, bei allen übrigen Arten jedoch niemals eine Kern- oder Zellteilung.

Bei allen *Podostemonaceen* folgt eine weitere Teilung der unteren Zelle in gleicher Richtung. Weiterhin treten nun nacheinander so viele Verschiedenheiten in den Teilungen und dem Verhalten der Kerne und Protoplasten auf, daß schließlich die fertigen Embryosäcke eigentlich für jede einzelne Art sehr charakteristisch, untereinander aber sehr verschieden sind.

In dem weiteren Verhalten der beiden zuerst gebildeten Zellen steht *Lawia* und ebenso *Oenone* und *Mourera* im Gegensatz zu den übrigen Arten. Während bei jenen die untere Zelle sich sehr schnell verkleinert und nicht weiter teilungsfähig ist, geht sie bei den anderen Formen noch eine weitere Teilung ein. Während aber bei den ersteren die obere Zelle noch zwei weitere Teilungen erfährt, teilt sie sich bei den letzteren nur noch einmal.

Bei *Lawia* teilt sich der am Mikropylenende der Samenanlage gelegene Kern zuerst so, daß seine Spindel mehr oder weniger senkrecht zur Längsrichtung des Nuzellus steht. Eine Protoplastenabgrenzung findet nicht statt. Einer der Kerne wird dann weiter nach dem unteren Ende des Embryosackes hingeführt. Bei der folgenden zumeist gleichzeitigen Teilung dieser Kerne scheinen die Kernspindeln stets mehr oder weniger senkrecht zueinander zu stehen, indem die des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die des unteren ihr parallel verläuft. Die so entstandenen Kerne liegen anfänglich frei im Protoplasma. Bei *Mourera fluviatilis* und vermutlich in gleicher Weise bei den übrigen von W e n t untersuchten *Lacideae* teilt sich der obere Kern stets mit einer Spindel in der Richtung der Längsachse der Samenanlage. Bei der folgenden Kernteilung stand gleichfalls die Spindel des oberen Kernes senkrecht zur Längsachse des Embryosackes, die untere ihr parallel. Während bei der ersten Kernteilung eine Trennung der Protoplasten nicht erfolgt, glaubt W e n t annehmen zu dürfen, daß beim zweiten Teilungsschritt unmittelbar

eine Teilung der Protoplasten der Kernteilung folgt. In dem nunmehr fertigen Embryosack liegen daher zwei Protoplasten nebeneinander an der Mikropyle und zwei darunter hintereinander gelagert. Von ihnen ist der obere ziemlich groß, der untere sehr klein mit kleinem Zellkern und enthält außerdem noch den letzten Rest des degenerierten Kerns vom zweiten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle.

Bei *Lawia* hingegen rücken von den vier anfänglich frei im Protoplasma liegenden Zellkernen drei an das Mikropylenende und erst jetzt findet eine Protoplasmasonderung statt. Unterhalb der drei an der Mikropyle gelegenen Zellen liegt eine große vierte Zelle, welche außer einem normalen Kern gleichfalls den stark degenerierten Kern des zweiten Teilungsschrittes der Embryosackmutterzelle enthält. Zwischen dem Schicksal dieses Kernes bestehen also zwischen *Lawia* und den *Lacideae* keine Unterschiede. Die drei an der Mikropyle liegenden Zellen sind bei *Lawia* Eizelle und Synergiden, während der vierte der gleichen Kerntetrade angehörende Kern als oberer Polkern anzusprechen ist. Bei den *Lacideae* ist die Zelle, die unterhalb der beiden der Mikropyle anliegenden liegt, die Eizelle (vgl. Abb. 219; 1).

Während also das obere Ende des Embryosackes von *Lawia* sich vom normalen Typus kaum unterscheidet, finden sich bei den *Lacideae* einige Abweichungen; nämlich in der Richtung der Spindel beim ersten Teilungsschritt der Kerntetrade, in der dem zweiten Teilungsschritt folgenden Protoplastenteilung, in der dadurch bedingten abweichenden Lagerung des Eikernes von dem Mikropylarende entfernt und schließlich in der starken Reduktion des darunter gelegenen oberen Polkerns.

Von der zweiten Gruppe der von M a g n u s untersuchten Arten, bei denen sich beide aus dem zweiten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Kerne teilen, und zwar je einmal, läßt nur *Dicraea* einen Vergleich mit denen der ersten Gruppe zu, wenn wir diese Kerne als gleichwertig ansehen. *Dicraea* zeigt die Besonderheit, daß zwischen diesen Kernen bereits eine Protoplasmateilung eintritt. Bei ihr teilt sich der obere Kern genau wie bei den *Lacideae* mit einer der Längsrichtung des Embryosackes gleichlaufenden Spindel, der aber auch hier sofort die Protoplastenteilung folgt. Ohne weitere Teilung entwickelt sich aus dem unteren Kern der Eikern, während der obere, gleichfalls ungeteilt, als Synergide funktioniert. Aus der nicht mit dem oberen Kern gleichzeitig verlaufenden Teilung des kleineren unteren Kernes gehen zwei stark färbbare Kerne hervor, die sich mit getrennten Protoplasten umgeben oder wohl auch ungeteilt bleiben können (vgl. Abb. 219; 3).

Ein weiterer Unterschied zwischen *Dicraea* und *Lawia* sowie den *Lacideae* liegt darin, daß der Antipodenapparat von *Dicraea* noch nicht so weit rückgebildet ist und noch den ersten Teilungsschritt eingeht.

Ein derartiger Vergleich unter Identifizierung des unteren, aus dem zweiten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Kernes mit den übrigen Arten der zweiten Gruppe ist nicht möglich, denn hier geht aus dem unteren Kern der Eikern hervor. Große Ähnlichkeit weisen aber diese Pflanzen mit den Embryosäcken der ersten Gruppe auf, wenn wir annehmen, daß der zur Bildung des Antipodenapparates führende Teilungsschritt hier ganz unterblieben ist. Nehmen wir dies an, so verhalten sich die Kernteilung und Bildung des fertigen Embryosackes bei *Podostemon* genau entsprechend der der *Lacideae*, während zwischen

Hydrobrium (wahrscheinlich auch zwischen *Farmeria*) und *Lawia* insofern Ähnlichkeiten bestehen, als keine unmittelbare Protoplastenteilung der Bildung der Kerntetrade folgt und gleichzeitig der Eikern nicht direkt unter den Synergiden liegt, sondern mehr oder weniger von ihnen umschlossen wird und so der Mikropyle näher rückt. Der untere Kern verkleinert sich wie bei den *Lacideae*, am stärksten bei *Hydrobrium*.

Die befruchtungsfähige Samenanlage hat bei allen *Podostemonaceen* einen sehr ähnlichen Bau. Nur *Lawia* unterscheidet sich von den übrigen dadurch, daß noch zur Zeit der Befruchtung die Zellwände des Nuzellus erhalten sind, während bei *Podostemon* sie zu dieser Zeit aufgelöst werden und bei *Hydrobrium*, *Dicraea*, *Farmeria* und den *Lacideae* den Hohlraum zwischen den inneren Integumenten schon früher gebildet worden ist. Bei *Lawia* lösen sich die Zellen erst kurz nach der Befruchtung auf.

Die Befruchtung konnte nur bei *Lawia* näher verfolgt werden; der eine Spermakern verschmilzt mit dem Eikern, die anderen mit dem unteren Kern des Embryosackes, der aus der Verschmelzung des kleineren degenerierten Kernes und des Polkernes entstanden ist.

Die befruchtete Eizelle zerdrückt bei ihrem Wachstum die übrigen Zellen des Embryosackes, ebenso wie die der Nuzellarhülle. Sie scheidet nach unten eine Zelle ab, aus der durch weitere Teilungen Embryoträger und Embryokugel entstehen. In der oberen Zelle findet schließlich eine Kernteilung statt, der eine Zellteilung nicht folgt. Die zweikernige Zelle, die sich bei allen Formen in gleicher Weise findet, entsendet Fortsätze in den Funikulus und in das äußere Integument und funktioniert so augenscheinlich als ein Haustorium. Endosperm wird nicht gebildet.

Familie Hydrostachydaceae.

Ein Integument, Endosperm zellular, Suspensorhaustorium.

Hydrostachys imbricatus hat nach Palm (1915) eine tenuinuzellate Samenanlage mit einem einzigen Integument. Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem gewöhnlichen Schema und der Embryosack zeigt den typischen Bau im Gegensatz zu dem reduzierten Typus der *Podostemonaceen*. Das Endosperm hat durchgehend zellularen Bau, die ersten Wände sind transversal. Die Verwandtschaft mit den *Podostemonaceen* tritt aber im Verhalten des Embryos an den Tag, denn die basale Suspensorzelle schwillt zu einem großen Haustorium an, das durch die Mikropyle vordringt und Ausläufer in das angrenzende Gewebe entsendet. Es enthält mehrere Kerne und ist durch Zellulosebalken unvollständig gekammert. Wegen der Merkmale des Endosperms bei *Hydrostachys* und der Pollenbildung bei den *Podostemonaceen* will Palm beide Familien von der *Magnoliaceen*-Reihe ableiten (vgl. Abb. 231). Die Haploidzahl ist 10—12.

Familie Crassulaceae.

Nach Jacobsson-Stiasny (1914) erfolgt die Endospermbildung sowohl bei *Sempervivum*-Arten, als auch für die Gattungen *Bryophyllum* und *Sedum* (entgegen den Angaben von Rombach 1911, wonach die Basis des befruchteten Embryosackes mit den Antipoden bis zur Chalaza hinunterwachse) in der Weise, daß der Embryosack in zwei Kammern geteilt wird, von denen die untere als Haustorium fungiert, die obere durch nukleares Endosperm ausgefüllt wird. Die Endospermbildung findet also nach dem *Helobiae*-Typus statt. Die Entwicklung der Samen-

knospe weist nach Rombach (1911) keine Abweichungen vom Normaltypus auf, abgesehen von dem eigentümlichen, reduzierten Nuzellus. Diese Reduktion ist bedingt durch den sehr lockeren Bau der Elemente des Nuzellus, mit welchem ein oft frühzeitiges Degenerieren des Gewebes zusammengeht. Untersucht wurde die Embryosackentwicklung von *Sedum calabricum*, *Cotyledon gibbiflora*, *Sempervivum annuum*, *Crassula cordata*, *Rochea coccinea*, *Kalanchoe glandulosa*, *Bryophyllum crenatum* und *Br. calycinum*.

Sempervivum. Von Jacobsson-Stiasny (1913) wurden untersucht: *Sempervivum styriacum*, *S. calcareum*, *S. acuminatum*, *S. alpinum* und *S. cinerascens*. Die Samenanlage ist anatrop. Es ist nur eine Archesporzelle vorhanden. Die Embryosackmutterzelle bildet normale Tetraden, deren unterste Zelle zum Embryosack auswächst. Die Teilungen im Embryosack selbst sind ebenfalls normal. Die Antipoden werden bald rückgebildet, die Synergiden dagegen wachsen immer mehr zu langen, spindelförmigen Zellen aus. Überhaupt ist die ganze Samenanlage dadurch gekennzeichnet, daß sie allmählich eine langgestreckte Form annimmt. Die inneren Integumente sind stark kutikularisiert. Ein chalazales Leitgewebe ist ausgebildet.

Zur Zeit der Befruchtung wächst die Eizelle zu einem Mikropylarhaustorium heran und schließlich auch die unterste Zelle des Endosperms zu einem außerordentlich großen Chalazahaustorium. Das eigentliche Endosperm dürfte zuerst nuklear angelegt werden. Dahlgren ist jedoch der Ansicht, daß das ganze Endosperm zellular ausgebildet wird.

Alle anderen *Crassulaceen* sind in großen Zügen gleich ausgebildet. Haustorialbildungen in großem Maßstabe weisen nur *Sempervivum*, *Sedum* und *Bryophyllum* auf.

Echeveria Desmatiana. Die Pollenkörner besitzen nur zwei Kerne.

Von Herrig (1919) wird die Teilung des generativen Kerns beschrieben. Es bildet sich zunächst eine zweikernige spindelförmige Zelle ohne Andeutung einer trennenden Membran. Später sollen zwei deutlich getrennte Zellen von länglich ovaler Form auftreten.

Familie Saxifragaceae.

Die Endospermbildung findet bei *Saxifraga* nach dem *Helobiae*-Typus statt.

Reines nukleares Endosperm (also nicht nach dem *Helobiae*-Typus) besitzen *Astilbe* (Webb 1902), *Chrysosplenium* (Eichinger 1907), *Parnassia* (Chodat 1906, Eichinger 1908) und *Ribes* (Himmelbauer 1911).

Bei Jönsson (1881) findet man einige Angaben über die Entwicklung der Samenanlagen von *Saxifraga*, *Chrysosplenium* und *Escallonia*, bei Warming (1878) und Fischer (1880) über *Ribes*, bei Guignard (1882) über *Saxifraga* und *Ribes*, bei Vesque (1878—1879) über *Saxifraga*, *Heuchera* und *Ribes*; ferner haben Webb (1902) über *Astilbe* (*Spiraea japonica*), Tischler (1903) über *Ribes*-Bastarde geschrieben. Eine ausführliche Darstellung des Entwicklungsganges von *Saxifraga* wurde von Juel (1907) gebracht.

Nach Gäumann (1919) scheidet sich bei *Saxifraga*, *Heuchera*, *Chrysosplenium* der Embryosack sogleich nach der Befruchtung in eine apikale und eine basale Kammer. Die weitere Entwicklung des Endosperms

vollzieht sich dann bei *Heuchera* zellular, bei *Saxifraga* und *Chrysosplenium* zunächst nuklear. Bei *Francoa* unterbleibt jede primäre Scheidung; erst später trennen sich allmählich zwei Zonen, von denen die apikale bestehen bleibt, während die basale vergeht und offenbar von der apikalen verzehrt wird. Bei *Philadelphus* hat die Samenanlage eine sehr lange Mikropyle. Der Embryosack wächst in ihr empor und tritt zuletzt mit seiner Spitze darüber hinaus, ähnlich wie bei *Torenia*.

Wir finden also bei den *Saxifragaceae* alle Übergänge vom *Helobiae*-Endosperm zum nuklearen Endosperm. Bei *Francoa* nukleares Endosperm, doch findet im Basalteil Zellbildung erst sehr spät statt.

Bei *Saxifraga* und *Chrysosplenium* findet zuerst eine Zellteilung statt. Im apikalen Teil ist das Endosperm nuklear, im basalen Teile bildet *S. granulata* 4 freie Kerne, *Chrysosplenium alternifolium* 8 und *S. aizoides* etwa 20 freie Kerne, bevor Zellbildung einsetzt. Das basale Endosperm in reifen Samen der letzten Art besteht aus etwa 300 Zellen.

Bei *Heuchera sanguinea* wird im apikalen wie im basalen Teile sofort zellulares Endosperm gebildet.

Astilbe (s. unter *Spiraea japonica*).

Saxifraga. Die Entwicklungsgeschichte von *S. granulata* gibt Juel (1907).

Hervorzuheben ist, daß die Spermakerne im Pollenschlauch keine plasmatischen Hüllen zeigten, während sie im Embryosack wieder von solchen Hüllen umschlossen waren.

Der Pollenschlauch ergießt seinen Inhalt in die eine Synergide, ohne in sie hineinzuwachsen.

In einem Falle hatten zwei Pollenschläuche ihren Inhalt in je eine Synergide ergossen. Der zuerst angelangte vollzog die „Doppelbefruchtung", der andere hatte seine Spermazellen in den Embryosackraum entleert.

Durch die erste Teilung des Endospermkerns bildet sich eine kleine Zelle oberhalb der Antipoden, deren Kern sich einige Male teilt. In der anderen, größeren Zelle werden im Wandplasma zahlreiche freie Kerne gebildet. Die gleiche Art der Endospermbildung findet nach Samuelsson (1913) bei *S. aizoides*, *cymbalaria*, *hirculus*, *oppositifolia* und *tridactylites* statt.

Pace (1912) zählte bei *Saxifraga sponhemica* etwa 15 haploide Chromosomen. Juel fand bei *S. granulata* mehr als 30.

Einige Mitteilungen über die Entwicklung des Embryosackes von *Saxifraga umbrosa* und *S. aizoides* bringt Jönsson (1881). Es wird nur eine Embryosackmutterzelle gebildet, die sich in vier Tochterzellen teilt.

Wie Tischler (1915) mitteilt, hat Correns den Bastard *Saxifraga decipiens* × *granulata* hergestellt und auch spontan gefunden. *S. decipiens* ist aber mit *S. sponhemica* so nahe verwandt, daß letztere oft nur als Abart von ersterer angesehen wird. Wahrscheinlich werden daher auch die Chromosomenzahlen übereinstimmen, und in dem Bastard müßten also Eltern mit sehr verschiedenen Chromosomenzahlen zusammentreten. Ein zytologisches Studium dieser Verhältnisse soll aus Correns' Institut vorgesehen sein. Schürhoff (1925) untersuchte dann das Material von Correns, und zwar sowohl die Mutterpflanze als auch zwei Bastarde. Der väterliche Elter *S. granulata* wurde gleichfalls untersucht; alle Arten zeigten die Haploidzahl 16. Die abweichende Zählung von Juel erklärt Schürhoff dadurch, daß in der betreffenden Figur Juel die 14 gepaarten Chromosomen einzeln gezählt hat, wozu noch zwei einzeln liegende

Gemini ohne Partner kamen. Durch die gleiche Chromosomenzahl erklärt sich die Fruchtbarkeit der Bastarde. Schürhoff weist noch darauf hin, daß er im Gegensatz zu Juel bei der Befruchtung im Embryosack nur nackte Spermakerne und keine Spermazellen sah; er erklärt die Bilder von Juel als durch das alkoholhaltige Fixierungsmittel zustande gekommene Kunstprodukte.

Heuchera brixoides. Die Embryosackentwicklung gleicht nach Pace (1912) völlig der von *Saxifraga.* Gewöhnlich wird nur eine Embryosackmutterzelle gebildet. Die Plazenten gleichen denen von *Parnassia* und sind ganz verschieden von denen von *Saxifraga.*

Chrysosplenium oppositifolium. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Jönsson (1881). Die in Einzahl vorhandene Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen.

Parnassia palustris hat nach Pace (1912) 10 Chromosomen in der haploiden Generation. Gelegentlich entwickeln sich alle vier Makrosporen einer Tetrade weiter. Sehr häufig findet man zwei Archesporzellen in dem kleinen Nuzellus.

Pace tritt für eine nähere Verwandtschaft zu den *Droseraceae* als zu *Saxifraga* ein und schlägt vor, sie in die gleiche Ordnung einzureihen, denn *Drosera* und *Parnassia* sind in ihrer Samenanlage und Embryosackentwicklung ganz gleich, ausgenommen den Nuzellus, in dem aber auch keine *Saxifraga* gleicht.

Chodat (1903) beschreibt einen Embryosack mit 2 Eizellen, 4 Synergiden, 3 Polkernen und 3 Antipoden. Diese Bildung ist dadurch zustande gekommen, daß sich der obere Kern noch einmal in gleicher Weise geteilt hat wie der obere Kern im zweikernigen Embryosack.

Francoa appendiculata. Gäumann (1919) gibt als Haploidzahl etwa 20 an.

Philadelphus coronarius. Hier fand v. d. Elst (1909) 10 haploide Chromosomen.

Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack. Nach der Zellbildung im achtkernigen Embryosack dringt der Eiapparat durch den sehr langen Mikropylenkanal vor und kommt schließlich zwischen Samenknospe und Plazenta zu liegen, während der sekundäre Embryosackkern am apikalen Ende des intranuzellaren Sackteiles verbleibt.

Escallonia micrantha. Die Entwicklung des Embryosackes aus der untersten der vier Makrosporen beschreibt Jönsson (1881). Im reifen Embryosack sind die Antipoden zugrunde gegangen.

Ribes. Ribes aureum besitzt nach Fischer (1880) nur eine Embryosackmutterzelle, die vier Makrosporen liefert.

Über die Degeneration der Pollenkörner verschiedener *Ribes*-Arten liegen Untersuchungen von Janczewski (1908) vor.

Die Degeneration des Embryosackes von *R. Gordonianum* beschreibt Tischler (1903).

Über einige *Ribes*-Bastarde liegen Zählungen vor, aus denen sich auch ein Schluß auf die Chromosomen der Eltern ziehen läßt.

So besitzen *Ribes intermedium* und *R. Gordonianum* nach Tischler (1906) acht haploide Chromosomen, woraus sich auch für *R. glutinosum* (bzw. *albidum*), *nigrum*, *sanguineum* und *aureum* die gleiche Chromosomenzahl ergeben dürfte (Tischler 1915).

Ribes alpinum. Als Haploidzahl gibt Meurman (1925) 8 an.

Ribes pallidum O. und D. Himmelbauer (1912) zählte 10 Chromosomen im Gametophyten, so daß also auch für *R. rubrum* und *R. petraeum* 10 Chromosomen anzunehmen sind.

R. pallidum zeigt die auffällige Erscheinung, daß manche Individuen einer Kultur plötzlich ganz unfruchtbar werden. Dieser Vorgang ist auch mit einer habituellen Veränderung des Stockes verbunden. Die Blütenstände werden länger als die normalblühenden, und infolge ausbleibender Befruchtung werden sowohl die von selbst wenig anschwellenden Fruchtknoten und dann auch die Blütenstiele vorzeitig abgeworfen. Auch die Sträucher im Winterzustande unterscheiden sich von gut tragenden durch ein anderes Aussehen, und die Rinde blättert sich leicht bei ihnen ab.

Da die Vermutung nahelag, die schlecht tragenden *Johannisbeeren* seien von den gut tragenden möglicherweise durch eine weitgehende innere, schon zytologisch sichtbare Verschiedenheit getrennt, so wurde die Entwicklung der Blütenorgane von Himmelbauer vergleichend untersucht.

Das Archespor ist gewöhnlich einzellig (selten zweizellig). Die Reduktionsteilung geht sicher bis zu einem Triadenstadium (Tetrade?). Der Embryosack wird in bekannter Weise angelegt. Die Antipoden gehen vor der Befruchtung zugrunde. Die Polkerne verschmelzen früh. Der Eiapparat ist dadurch ausgezeichnet, daß zwischen den Synergiden ein auffälliger Spalt vorhanden ist. Am äußeren Bau des Embryosackes fällt noch dessen birnförmige Gestalt mit einer Vertiefung am Chalazaende auf. Befruchtungsstadien wurden nicht gesehen; doch ist *Ribes* auf Befruchtung angewiesen. Die Bildung des Endosperms konnte nicht verfolgt werden. Fehlschläge in der Entwicklung des Embryosackes sind sowohl bei schlecht als auch bei gut tragenden *Johannisbeeren* in nicht besonders auffallender Menge vorhanden und schließen sich durchaus an Fehlschläge an, wie sie nach der embryologischen Literatur auch bei reinen Arten anderweitig schon längst bekannt sind.

Bei der Untersuchung des männlichen Gametophyten wurde die Entwicklung des Tapetums und die des Archespors getrennt nebeneinander verfolgt. Die Teilungen spielen sich in beiden Zellkomplexen fast gleichzeitig ab, mit nur einem geringen Vorsprung im Tapetum. Während aber im Tapetum oft Unregelmäßigkeiten der Teilung vorkommen, wahrscheinlich bedingt durch dessen ernährungsphysiologische Tätigkeit, so daß meist mehrkernige Zellen und Zellen mit ungleich großen Kernen entstehen, liefert die Reduktionsteilung des Archespors gut ausgebildete Tetraden. Bei *Ribes* sind Tapetum und Archespor sicher wesensgleiche Gebilde. Ein großer Teil des Anthereninhaltes geht zugrunde, meist treten die Degenerationserscheinungen nach der ersten Reifeteilung ein. Der Unterschied im Ertrag ist darauf zurückzuführen, daß die schon vorhandene Unfruchtbarkeit von 20—40 % auf 95 % gesteigert wird. Die große Menge steriler Pollenkörner erschwert und verhindert eine regelrechte Bestäubung.

Familie Pittosporaceae.

Archespor einzellig.

Pittosporum. Bei der Entwicklung des Embryosackes von *Pittosporum* wird der ganze Nuzellus nach den Untersuchungen von Bremer (1916) verdrängt. Bei *P. ramiflorum* liegen die Makrosporen in einer Tetradenreihe, die zweite Zelle von innen ist bei weitem die größte und entwickelt sich anscheinend zum Embryosack.

Bei *P. timorense* liegen die Makrosporentetraden meistens in zwei Reihen von je zwei Zellen, manchmal ist die Verteilung weniger regelmäßig, doch bilden die Makrosporen niemals eine einzige gerade Reihe. Anscheinend entwickelt sich eine der beiden inneren Zellen zum Embryosack, der auf normale Weise achtkernig wird. Die Antipoden degenerieren nicht.

Es dürfte daher nicht angängig sein, auf Grund der Embryosackentwicklung Vergleiche zwischen den *Pittosporaceae* und anderen *Rosales* anzustellen, da schon zwischen den beiden untersuchten *Pittosporum*-Arten so große Unterschiede vorhanden sind.

Familie Bruniaceae.

Saxton (1910) berichtet über die Ausbildung der Samenanlagen und des Embryosackes. Er findet ein einziges kräftig entwickeltes Integument und bei *Brunia* einen Embryosack, der den Nuzellus völlig verdrängt. Der Embryosack ist mit Stärke gefüllt, die vor der Befruchtung allmählich verschwindet. Bei *Berzelia* und *Staavia* bleibt ein kleines basales Nuzellusgewebe bestehen. Die einzige Makrosporenmutterzelle und die Makrosporentetraden zeigen nichts Ungewöhnliches. Beziehungen zu den *Saxifragaceen* ließen sich nicht feststellen. Als Haploidzahl von *Staavia glutinosa* gibt er 8 an.

Familie Hamamelidaceae.

Archespor vielzellig, Endosperm nuklear, basale Suspensorzelle vergrößert.

Hamamelis virginica. Nach Shoemaker (1904) soll sich die Scheidewand im Pollenkorn zwischen der vegetativen und generativen Zelle auflösen und dann beide Kerne frei im Pollenkorn liegen. Diese Angabe erscheint jedoch unwahrscheinlich, da nach unseren bisherigen Kenntnissen die Scheidewand der generativen Zelle frühestens bei der Teilung des generativen Kerns aufgelöst wird.

Nur eine der verschiedenen Makrosporenmutterzellen entwickelt sich. Die Befruchtung findet erst Monate nach der Bestäubung statt.

Die Zellwandbildung im nuklearen Endosperm setzt ein, wenn etwa 12 Kerne gebildet sind. Der Suspensor ist kurz, die Basalzelle des Suspensors ist bedeutend größer als die anderen.

Familie Platanaceae.

Die Samenanlage ist orthotrop, aber nach abwärts gerichtet. Zwei Integumente, Archespor einzellig.

Platanus acerifolia (?). Als Haploidzahl gibt Bretzler (1924) 10—11 an; dieselbe Zahl findet sich auch bei *Pl. orientalis* und *occidentalis.* In den Staminodien wurde mehrere Male Tetradenbildung beobachtet, angefangen von anomaler Weiterentwicklung der Pollenmutterzelle in nur zwei aneinander haftenden Tochterzellen bis zur Ausbildung keimfähiger Pollenkörner. Die Keimung der Pollen erfolgte einige Male schon im Staminodium. Archespor einzellig, Deckzelle vorhanden, vier Makrosporen, meist die chalazale wird zum Embryosack, gelegentlich jedoch auch die mikropylare. Der Embryosack ist normal, was schon Nicoloff (1911) gefunden hatte. Es findet Porogamie statt.

Winge (1917) gab die Zahl 21 an, wie Tischler anführt, als Haploidzahl, Bretzler (1924) ist aber der Ansicht, daß es sich hier um die Diploidzahl gehandelt habe.

Familie Rosaceae.

Das Archespor ist bei allen *Rosaceen* vielzellig, wie Strasburger bereits 1879 für *Rosa* angibt und Fischer (1880) für *Geum*, *Sanguisorba*, *Agrimonia* und *Rubus*, ferner Jönsson (1881) für *Waldsteinia* und Guignard (1882) für *Eriobotrya*.

Die *Rosaceen* zeichnen sich durch die ausgiebigen Teilungen aus, die in der Epidermis des Nuzellus am Scheitel des Embryosackes stattfinden, es wird auf diese Weise eine Art Epidermiskappe gebildet (Fischer 1880).

Jede der gebildeten vier Makrosporen besitzt die Fähigkeit, sich zum Embryosack zu entwickeln unter Verdrängung der anderen.

Nach einer Zusammenstellung von Jacobsson-Stiasny (1914) sind folgende Merkmale für die Unterfamilien der *Rosaceae* festgestellt. Die *Quillaejae* haben zwei freie Integumente, das Endosperm bildet bei der Samenreife nur eine Schicht. Bei den *Spiraeoideae* finden sich 2 freie oder verwachsene Integumente, 3—4 Archesporzellen, 2 Makrosporenmutterzellen, 1 Obturator, das Endosperm wird zellular im ganzen Embryosack und bildet bei der Samenreife nur eine Schicht, der Suspensor ist fadenförmig und der Embryo oval. Von den *Pomoideae* haben *Cotoneaster*, *Mespilus*, *Crataegus* zwei Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, einen Obturator, das Endosperm wird im ganzen oder beinahe im ganzen Embryosack zellular, es bildet bei der Samenreife zahlreiche Schichten. Der Suspensor ist kurz; *Pirus* besitzt zwei Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, einen Obturator, das Endosperm wird nur im oberen Teile zellular und bildet bei der Samenreife 2—4 Schichten. Der Suspensor ist fadenförmig und der Embryo hantelförmig.

Die *Kerrieae* haben verwachsene Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, keinen Obturator, das Endosperm wird im ganzen Embryosack zellular und bildet bei der Reife 18—20 Schichten, der Suspensor ist kurz. Die *Rubinae* besitzen verwachsene Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, keinen Obturator; das Endosperm wird zellular im ganzen Sack und bildet bei der Reife sechs Schichten, der Suspensor ist fadenförmig. Die *Potentillinae* haben nur ein einziges Integument, 3—4 Archesporzellen, zahlreiche Embryosackmutterzellen, das Endosperm wird zellular im ganzen Sack und bildet bei der Reife eine Schicht. Der Suspensor ist fadenförmig. Die *Dryadinae* haben zwei (*Dryas*) oder ein (*Geum*) Integument, zahlreiche Archesporzellen. Das Endosperm wird zellular im ganzen Sack und bildet bei der Reife sieben bis acht (*Dryas*) oder eine (*Geum*) Schicht. Die *Sanguisorbeae* haben zwei verwachsene oder ein (*Alchimilla*) Integument, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, das Endosperm wird im ganzen oder fast im ganzen Sack zellular und bildet bei der Reife nur eine Schicht, der Suspensor ist fadenförmig. Die *Roseae* haben zwei verwachsene Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen. Das Endosperm wird zellular im ganzen Sack und bildet bei der Reife eine Schicht, der Suspensor ist fadenförmig.

Die *Prunoideae* haben entweder zwei getrennte oder verwachsene Integumente, zahlreiche Archespor- und Embryosackmutterzellen, einen Obturator, das Endosperm wird nur im oberen Teil des Embryosackes zellular und bildet bei der Reife ein (*Pr. armeniaca*, *persica*, *communis*) oder

elf bis mehr Schichten (*Pr. Cerasus, Mahaleb, spinosa, avium*), der Suspensor ist kurz. Der Embryo ist bei den erstgenannten hantelförmig, bei den letzteren oval.

Nach Rühle (1924) sind die meist warzenförmigen Obturatoren, die nur für die Leitung und Ernährung der Pollenschläuche in Frage kommen, für die *Prunoideen* charakteristisch, sie verschwinden nach der Befruchtung restlos. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt normal. Von den gleichzeitig und gleichmäßig angelegten Samenanlagen entwickelt sich gewöhnlich nur eine, bei *Prunus armeniaca* entwickeln sich häufig beide Samenanlagen. Gleich nach den ersten Teilungsvorgängen begibt sich einer der neugebildeten Kerne des Endosperms in die Nähe der Eizelle, auch dieser Endospermkern teilt sich, und so vermehren sich die beiden Kerngruppen durch fortgesetzte Teilungen, so daß schließlich in dem schlauchförmigen Embryosack an zwei getrennten Stellen ein nuklearer Wandbeleg zustande kommt, das obere Endosperm wird bald zellig, während die im chalazalen Teil des Embryosackes befindliche kernige Plasmamasse nicht durch Wände in Zellen geteilt wird und augenscheinlich als Haustorium funktioniert.

Spiraea. Die Entwicklung der Pollenkörner und des Embryosackes von *Sp. salicifolia, Sp. japonica, Sp. astilboides* und *Sp. planiflora* beschreibt Webb (1902). Vor allem wurde *Sp. japonica* untersucht. Nun macht aber Rehder (Bot. Gazette 1902 Bd. 34) darauf aufmerksam, daß es sich hier gar nicht um *Sp. japonica* L., sondern um *Astilbe japonica* Gray (*Hoteia japonica* Morr. and Decn., *Spiraea japon.* Hort.), die zu den *Saxifragaceae* gehört, handelt.

Im Makrosporangium wird ein vielzelliges Archesporgewebe angelegt, von dem zahlreiche Tapetenzellen abgegeben werden. Eine zentralgelegene Makrosporenmutterzelle entwickelt sich, und die chalazale Makrospore wird gewöhnlich zum Embryosack. In der Chalazaregion des Nuzellus setzen sich an den Embryosack einige Zellen an, die durch ihre Größe, Wandverdickung und ihren Inhalt sich als Zuleitungszellen für Nährstoffe kennzeichnen. Das als nuklearer Wandbelag auftretende Endosperm gelangt in der ganzen Makrospore zur Wandbildung, ist aber im Reifestadium nur mehr in einer einzigen Zellschicht vertreten. Zu diesem Zeitpunkt ist der Nuzellus bereits vollkommen verschwunden.

Pirus. Bei *Pirus communis* entwickelt sich nach Péchoutre (1902) häufig die zweitunterste Makrospore. Ähnlich verhält sich *Sorbus aucuparia, Cydonia vulgaris, Amelanchier canadensis.* Die Entwicklung des Andröceums und Gynäceums, der Befruchtung und Embryobildung von *P. communis* L. und *P. Malus* L. schildert Osterwalder (1910).

Eriobotrya. Guignard (1882) gibt die Bildung eines vielzelligen Archespors und die Entwicklung des Embryosackes aus einer der mittleren Makrosporen an.

Mespilus germanica. Betreffs Ausbildung einer Makrospore zum Embryosack herrscht nach Péchoutre (1902) die größte Variation. Meyer (1915) gibt 16 Chromosomen für den Gametophyten an.

Crataegus. Nach Longley (1924) finden sich diploide *Crataegus*-Arten, welche die Haploidzahl 16 besitzen. Ferner gibt es triploide und tetraploide Arten, deren Pollenmutterzellen das Tetradenstadium erreichen, andere triploide und tetraploide Arten haben ein spärliches, vakuoliges Zytoplasma und erreichen nur selten das Tetradenstadium. Die diploiden Arten kennzeichnen sich durch normale Pollenbildung. Die triploiden und

tetraploiden Arten, soweit sie zur Pollenbildung befähigt sind, zeigen Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung und bilden dann zum Teil mehrkernige Pollen, zum Teil überzählige Pollenkörner. Die triploiden und tetraploiden Arten, welche keine Pollen mehr ausbilden, stellen selbststerile Bastarde dar, die durch Kreuzung wenig verwandter Arten entstanden sind. Sie zeigen Pollensterilität, unregelmäßige Chromosomenverteilung, vielkernige Pollen und überzählige Pollenkörner. Die Polymorphie von *Crataegus* scheint daher auf Bastardierung zurückführbar zu sein.

Zu den *diploiden* Arten gehören: *Crataegus Collina* Chapm., *C. punctata* Jacq., *C. Margaretta* Ashe, *C. mollis* Scheele, *C. Treleasii* Sarg., *C. sera* Sarg., *C. tomentosa* L., *C. nitida* Sarg., *C. cuprea* Sarg., *C. Canbyi* Sarg., *C. oxyacantha* L., *C. monogyna* Jacquin und *C. sanguinea microphylla* Schrad.

Triploide Arten sind: *C. cognata* Sarg., *C. fusca* Sarg., *C. delawarensis* Sarg., *C. pruinosa* C. Koch, *C. pausiaca* Ashe, *C. vicina* Sarg., *C. assurgens* Sarg., *C. Eamesii* Sarg., *C. flabellata* Sarg., *C. exclusa* Sarg., *C. fluviatilis* Sarg., *C. Holmesiana* Ashe, *C. Hillii* Sarg., *C. Pringlei* Sarg., *C. sertata* Sarg., *C. lobulata* Sarg., *C. pedicillata* Sarg., *C. tardipes* Sarg., *C. Bealii* Sarg., *C. Boyntonii* Sarg., *C. dacroides* Sarg., *C. flavida* Sarg., *C. inducta* Ashe, *C. intricata* Lange, *C. meticulosa* Sarg., *C. Bisselii* Sarg., *C. Buckleyi* Beadle, *C. Delosii* Sarg., *C. foetida* Ashe, *C. infera* Sarg., *C. modesta* Sarg., *C. Painteriana* Sarg., *C. pinetorum* Beadle, *C. padifolia* Sarg., *C. Sargentii* Beadle, *C. vericunda* Sarg., *C. pusilla* Sarg., *C. Stonei* Sarg., *C. Wheeleri* Sarg., *C. paucispina* Sarg., *C. tarda* Sarg., *C. pentandra* Sarg., *C. Brunetiana* Sarg., *C. Jaeckii* Sarg., *C. Dodgei* Ashe, *C. Arnoldiana* Sarg., *C. lanuginosa* Sarg., *C. diffusa* Sarg., *C. Crus-galli* L., *C. Palmeri* Sarg., *C. rotunda* Sarg., *C. phlebodia* Sarg., *C. rivalis* Sarg., *C. asperifolia* Sarg., *C. Douglasii* Lindl., *C. coccinoides* Ashe, *C. Chapmanii* (Beadle) Ashe.

Tetraploide Arten sind: *C. apposita* Sarg., *C. Bartoniana* Sarg., *C. Peckii* Sarg., *C. rotundifolia* Moen., *C. rotundifolia* var. *pubera* Sarg., *C. Forbesae* Sarg.

Tetraploide und *triploide* Arten sind: *C. pallens* Beadle, *C. pygmaea* Sarg., *C. Smithii* Sarg., *C. triflora* Chapm. und *C. disperma* Ashe.

Crataegus monogyna besitzt nach M e y e r (1915) 16 Chromosomen in der haploiden Generation.

Crataegus Agarolus L. zeigt nach L o n g o (1914) Parthenokarpie. Die Entwicklung des Pollens ist normal. Die Samenanlagen zeigten keinen Embryosack. Das sporogene Gewebe degeneriert mehr oder weniger früh, ohne sich zu entwickeln. Trotzdem fanden sich einige Samen mit jungen Embryonen und Endospermkernen, so daß also anscheinend gelegentlich doch ein Embryosack ausgebildet wird. In einigen sterilen Samenanlagen fanden sich haustorienartige Gebilde vor. Da der Pollenschlauch nicht in die Mikropyle von Samenanlagen ohne Embryosack eindringt, muß man eine chemotaktische Wirkung der Synergiden oder des Eies annehmen.

Rubus. Ausgedehnte zytologische Untersuchungen über die Gattung *Rubus* liegen von L o n g l e y (1924) vor. Die Haploidzahlen der überaus zahlreichen Arten sind im Original nachzusehen. Es werden zwei Hauptklassen unterschieden: 1. diploide Arten (Haploidzahl 7) und 2. polyploide Arten (triploide, tetraploide, pentaploide, hexaploide und oktoploide).

Die diploiden Arten zeigen regelmäßige Chromosomenverteilung und Pollenbildung. Dies scheint ein gutes Kennzeichen für reine Arten zu sein.

Die polyploiden Arten zeigen unregelmäßige Chromosomenverteilung und Pollenbildung; vielkernige und überzählige Pollenkörner werden gebildet. Die Vermehrung der Arten bei dieser Gattung scheint daher durch Bastardierung erfolgt zu sein.

Die Arten und Bastarde der Untergattung *Idaeobatis* sind größtenteils diploid, es finden sich unter den Himbeeren aber auch triploide und tetraploide Formen (Longley und Darrow 1924). Solche Formen sind wahrscheinlich durch Kreuzung von Himbeeren mit Brombeeren entstanden.

Strasburger (1904) gibt für *Rubus fruticosus*, *R. biflorus*, *R. leucodermis* sechs haploide Chromosomen an.

Für die verschiedenen *Rubus*-Arten gilt nach Péchoutre (1887) und Strasburger (1904), daß alle vier Makrosporen in gleichem Grade die Fähigkeit haben, auszukeimen und einen Embryosack zu bilden.

Strasburger (1904), der innerhalb der Gattung *Rubus* als einer stark polymorphen Gattung nach Apomixis suchte, fand, daß *Rubus fructicosus* L., *R. biflorus* Buchan. und *R. leucodermis* Dougl. ihre Keime auf geschlechtlichem Wege zur Ausbildung bringen. Auch Fischer (1880) fand bei der Embryosackentwicklung von *Rubus caesius* ebensowenig ungewöhnliche Verhältnisse wie Péchoutre (1902) bei der von *R. fructicosus*.

Fragaria. Es ist bekannt, daß einige *Fragaria*-Bastarde dem einen der beiden Eltern in solchem Maße gleichen, daß man sie von ihm nicht unterscheiden kann. Besonders auffällig erscheinen die, welche völlig dem Vater entsprechen. Dieses Verhalten suchte Giard (1903) sich dadurch zurechtzulegen, daß er annahm, es handle sich um Merogonie, das der mütterliche Eikern also degeneriere und die Keimentwicklung von dem in die Eizelle aufgenommenen väterlichen Spermakern allein ausgehe.

Strasburger (1909) untersuchte daraufhin die Befruchtungsstadien von *Fragaria virginiana* ♀ × *elatior* ♂, nachdem festgestellt war, daß die Nachkommen so absolut dem Vater glichen, daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war. Es zeigte sich jedoch normale Befruchtung, somit liegt keine Merogonie bei der Keimentwicklung von *Fragaria virginiana* ♀ × *elatior* ♂ vor.

Potentilla. Bei *Potentilla rupestris* wurden von Fohrenbacher (1914) 8, bei *P. Tabernaemontani*, *P. Tabernaemontani* × *rubens* von Tischler (1907, 1908), bei *P. silvestris*, *P. anserina* und *P. reptans* von Fohrenbacher (1914) 16 Chromosomen im Gametophyten gefunden.

Einige Mitteilungen über die Entwicklungsgeschichte von *Potentilla verna* bringt Jönsson (1881).

Die Entstehung der Samenanlage von *P. rupestris* beschreibt Fohrenbacher (1914). Der Nuzellus weist zuerst eine einschichtige Epidermis auf; die hypodermale Schicht teilt sich unter dieser Epidermis periklin und liefert das Archespor und die Schichtzellen. Bald erfolgen im Nuzellus perikline Teilungen der Epidermiszellen, die am Scheitel eine mehrschichtige Kappe nach Art einer Wurzelhaube schaffen. Die Querteilungen der Archesporzellen sind somatische Teilungen. Eine oder mehrere zentral gelegene Archesporzellen teilen sich nicht, sondern leiten in ihrem Kern die Vorgänge ein, die zu einer heterotypischen Teilung führen. Dies sind die wirklichen Embryosackmutterzellen. Die Durchführung der Reduktionsteilung stößt bei den *Potentilla*-Arten auf Hindernisse, die Dauer der Synapsis ist sehr lang. Es werden Makrosporentetraden gebildet. Die

größte (basale) Schwesterzelle in der Tetrade wird zum Embryosack. Die Anlagen der Embryosackmutterzellen kehren bei *P. rupestris* nicht vor ihrer Teilung in den vegetativen Zustand zurück, wie dies bei den apogamischen Eualchimillen der Fall ist. Die Synergiden im Eiapparat schrumpfen zusammen und werden resorbiert. Die Antipoden bleiben nackt und erfahren keine Vermehrung.

Bei *P. silvestris* kommt der normale Entwicklungsprozeß nach der Tetradenteilung oder oft schon vor derselben zum Stillstande, und an Stelle der Makrospore liefert eine somatische Zelle des Sporophyten den Embryosack, und zwar eine Zelle aus der Chalazaregion. Da diese Zelle die somatische Chromosomenzahl (32) besitzt und bei ihrer Entwicklung zum Gametophyten auch keine Reduktionsteilung eingeschaltet wird, so liegt Apogamie in Kombination mit Aposporie vor.

Die Taubheit der Pollenkörner des Bastards *Potentilla Tabernaemontani* Aschers. × *rubens* Zimm. ist normal sowohl beim Bastard als auch bei einem Elter bis zu ziemlich hohem Prozentsatz nach Tischler (1908) vorhanden. Der Prozentsatz läßt sich durch entsprechende Kulturveränderungen selbst bis zu absoluter Sterilität steigern. Das Taubwerden hat in keinem Falle etwas mit der Reduktionsteilung zu tun.

Sibbaldia procumbens. Albanese (1904) stellte einen neuen Fall von Endotropismus des Pollenschlauches fest. Dieser bahnt sich einen Weg durch das Gewebe des Integuments. Der Verlauf des Pollenschlauches durch den Griffel, durch die Fruchtknotenwand zum Integument und von hier zum Eiapparate wird eingehend beschrieben. Im Zusammenhang mit dem Verhalten des Pollenschlauches steht die Struktur des Integumentes, welches sich vollkommen schließt, ohne eine Mikropyle freizulassen. Ausnahmsweise bleibt das Integument in seiner Entwicklung an einigen Samenanlagen soweit zurück, daß es kaum über die Mitte derselben wächst, so daß der obere Teil des Nuzellus nackt bleibt und der Eiapparat des Embryosackes, nur von der Wand desselben bedeckt, sich an der Oberfläche der Fruchtknotenhöhle befindet.

Mehrere Makrosporen können sich oft zu normalen Embryosäcken entwickeln, welche von den oberen Makrosporen geliefert werden, während von den unteren einige als unentwickelte Embryosäcke erhalten bleiben.

Geum. Für *G. rivale*, *G. urbanum* und *G. rivale* × *urbanum* gibt Winge (1925) die Haploidzahl 21 an.

Alchimilla. Es ist nur ein Integument vorhanden. Über die Gattung *Alchimilla* liegen vor allem Untersuchungen von Murbeck (1901) und Strasburger (1904) vor. Es wurde festgestellt, daß bei fast allen *Alchimillen* der Embryo auf apogamischem Wege entsteht. Die Parthenogenesis scheint innerhalb der sehr artenreichen Gattung *Alchimilla* auf die Sektion *Eualchimilla* beschränkt, in dieser aber so häufig zu sein, daß nur sehr wenige Arten von *Eualchimillen* sexuell geblieben sind; bemerkenswert ist, daß dies ausschließlich hochalpine Arten sind (z. B. *A. pentaphylla*, *A. gelida*, *A. glacialis*, *A. grossidens* u. a.).

Die *Eualchimillen* entwickeln mit Ausnahme der orientalischen *A. speciosa* Bus. keine befruchtungsfähigen Pollen.

Das Archespor ist vielzellig. Mehrere Embryosackmutterzellen teilen sich und bilden 3—4 Tochterzellen. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet nicht statt. In der Mehrzahl der Fälle wächst eine der oberen Tochterzellen zum Embryosack aus.

Strasburger (1904) stellte vor allem noch fest, daß die Anlage und Entwicklung des Embryosackes bei den *Eualchimillen* in etwas anderer Weise erfolgt, als Murbeck dies glaubt.

Von den Zellen des Archespors teilen sich die große Mehrzahl sofort rein vegetativ mit der unreduzierten Chromosomenzahl, nicht, wie Murbeck will, durch Tetradenteilung. Nur ganz wenige, ja auch nur eine zentrale Zelle bleiben zunächst ungeteilt. Im Gegensatz zu Murbecks Schilderung geht aus dieser der Embryosack hervor. Sie wird frühzeitig durch ihre Größe kenntlich, sowie daran, daß ihr Kern in die Synapsis eintritt und auffallend lange in diesem Zustande verharrt. Er unternimmt also gewissermaßen noch den Versuch, die heterotypische Teilung durchzuführen, durchläuft aber nur deren Prophasen und geht dann, anstatt die Reduktionsteilung fortzusetzen, in den typischen Teilungsvorgang über.

Die Mikropyle verschwindet, bevor der Embryosack reif ist. Der Eikern teilt sich, ohne daß Befruchtung eingetreten ist. Die beiden Polkerne verschmelzen miteinander, der so entstandene sekundäre Embryosackkern teilt sich fast unmittelbar darauf, doch steht die Endospermbildung und die Embryobildung bei den apogamischen *Alchimillen* nur in lockerer Beziehung, da die Endospermbildung einesteils vor der Teilung der Eizelle eintritt, andernteils bei bereits vielzelligem Embryo noch der ungeteilte Endospermkern vorhanden sein kann.

In manchen Präparaten wurden mehr als zwei Polkerne beobachtet. Dies beruht darauf, daß ein oder zwei Antipodenkerne oder sogar alle drei dem unteren Polkern folgen. Bisweilen können sich auch Kerne des Eiapparates zu Polkernen ausbilden.

Bei *A. arvensis* werden eine größere Anzahl von Antipoden gebildet.

In einem Embryosack von *A. sericata* wurden 2 Embryonen, 1 Synergide, 2 Polkerne und 3 Antipoden beobachtet. Daraus ergibt sich, daß eine der beiden Synergiden zu einem Embryo sich entwickelt hat. Da es sich hier um eine apogame Embryobildung aus einer Synergide mit diploider Chromosomenzahl handelt, haben wir hier einen Fall von somatischer Apogamie nach Winklers Terminologie.

Bei den sexuell gebliebenen *Eualchimillen* verläuft die Entwicklung genau so, mit dem Unterschiede, daß bei der Makrosporenbildung die übliche Chromosomenreduktion beibehalten ist und daß der Embryo erst nach erfolgter Befruchtung aus dem Ei entsteht. Ebenso verhalten sich natürlich auch die *Alchimillen* aus der Untergattung *Aphanes*, so *A. arvensis*.

Alle sexuell gebliebenen *Alchimillen* sind chalazogam. Doch hat der Pollenschlauch eine relativ oberflächliche Passage durch die Samenanlage: er verläuft niemals durch den Nuzellus, sondern dringt den ganzen Weg durch das Integument vor.

Bei *Alchimilla arvensis* wurde von Murbeck (1901) und Strasburger (1904) die haploide Chromosomenzahl 16 festgestellt, während in der Sektion *Eualchimilla* von denselben Autoren 32 Chromosomen im männlichen Gametophyten gezählt wurden. Im besonderen gibt Strasburger (1904) für *A. pentaphylla*, *A. grossidens* sowie den Bastard *cuneata* 32 Chromosomen in der haploiden Generation an.

Auffällig ist, daß, wie Strasburger (1904) feststellte, bei den meisten Arten der *Eualchimillen* gegen ein Drittel der Präparate verbildete oder verkümmerte Samenanlagen führt. Sehr viel stärker aber sind die

Störungen bei der Mikrosporenentwicklung. Nur bei den sexuell gebliebenen Arten geht sie ganz ungestört vor sich, bei den parthenogenetischen aber zeigen sich die verschiedensten Grade der Pollenverbildung: Bei manchen Arten gehen schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde, bei anderen gehen sie nur eine Teilung ein, bei manchen endlich wird zwar die Tetradenteilung durchgeführt, liefert aber verkümmernde und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner.

Durch Untersuchungen an Herbarmaterial war Strasburger zu der Ansicht gelangt, daß die andinen Arten der Gruppe *Aphanes* sich in normaler Weise fortpflanzen. Bei einer von Murbeck und Böös vorgenommenen Nachprüfung dieser Angabe hat es sich aber herausgestellt, daß der Pollen dieser Arten nur schlecht entwickelt ist. Zwei Arten dieser Gruppe, *A. orbiculata* Ruiz et Pav. und *A. vulcanica* Cham. et Schl. sind von Böös (1917) in bezug auf ihre Embryosackentwicklung geprüft worden. Diese stimmt mit derjenigen der Gruppe *Eualchimilla* sehr nahe überein. Das Archespor ist mehrzellig und scheidet einige Tapetenzellen ab. Die axile Archesporzelle zeigt Ähnlichkeit mit einer Embryosackmutterzelle, ihr Kern ist groß und schreitet bis zum Synapsisstadium, sie teilt sich aber nie. Die umgebenden Archesporzellen teilen sich dagegen in 2—4 Zellen, und eine oder mehrere von diesen können sich zu Embryosäcken entwickeln. Im Anschluß an Murbecks Auffassung werden jene Teilungen, die vegetativer Natur sind, im Gegensatz zu Strasburger und Juel als Tetradenteilung bezeichnet. Der Bau des Embryosackes ist normal, doch sollen Teilungen der Antipoden zuweilen vorkommen. Eine Mikropyle ist nicht vorhanden, Pollenschläuche wurden nie beobachtet. Trotzdem entwickelt sich die Eizelle regelmäßig zum Embryo; es findet also Apogamie statt.

Strasburgers Angabe, daß bei *A. arvensis* die axile Embryosackmutterzelle eine normale, mit Reduktion verbundene Tetradenteilung durchführe, wird von Böös angezweifelt, er vermutet, daß die Eizelle bei dieser Art diploid sei, daß sie aber dessenungeachtet befruchtet werde (?).

Murbeck (1902) beobachtete bei verschiedenen apogamen *Alchemillen* Anomalien des Embryosackes.

So fand sich bei *A. pastoralis* Bus. neben apogamer Embryobildung im antipodialen Teile des Embryosackes Adventivkeimbildung, ferner hatte eine Synergide sich zu den beiden Polkernen gesellt.

Bei *A. acutangula* Bus. und *A. alpina* L. glaubt Murbeck ebenfalls Anlagen zur Adventivkeimbildung gefunden zu haben, doch kann es sich hier sehr wohl um Aposporie handeln.

In einer Samenanlage von *A. alpina* bestand der Eiapparat aus einer Synergide und zwei Eizellen.

Auch bei *Alchimilla speciosa* Bus. beteiligt sich manchmal eine Synergide an der Bildung des sekundären Embryosackkerns.

Anderseits können auch die Antipodenkerne aus dem Antipodenkomplex heraustreten und mit den Polkernen verschmelzen. Ein derartiges Vorkommen wurde bei *A. acutangula* und *A. alpina* festgestellt. Gleichzeitig ein Synergidenkern, die Polkerne und Antipodenkerne vereinigten sich bei *A. speciosa*, *A. acutangula* und *A. sericata*. Es erscheint sehr beachtenswert, daß stets nur eine Synergide zur Eizelle werden kann und auch nur eine Synergide an der Verschmelzung der Polkerne teilnehmen kann, während mehrere Antipodenkerne sich hieran beteiligen. Hieraus ergibt

sich eine Ungleichwertigkeit der beiden Synergiden und eine Gleichwertigkeit der Antipoden.

Alchimilla arvensis. Diese Art ist nach Böös (1924) apogam. Die Haploidzahl beträgt nicht, wie Murbeck und Strasburger angegeben haben, 16, sondern 24. *A. arvensis* ist kein Bastard. Da die Art keine Variationen hervorbringt, können Kernmutationen bei ihr nicht aufgetreten sein.

Agrimonia Eupatoria. Nach Fischer (1880) finden sich hier die gleichen Verhältnisse wie bei *Sanguisorba.* Auch hier ragt der Embryosack in die Mikropyle hinein.

Sanguisorba officinalis. Nach Fischer (1880) werden meist vier bis fünf Embryosackmutterzellen angelegt. Das obere Ende des reifen Embryosackes durchdringt den mehrschichtigen Nuzellus und schiebt sich über den Scheitel desselben hervor, so daß es in die Mikropyle hineinragt.

Rosa. Strasburger (1879) zeigte bei *Rosa livida*, daß sich die mikropylaren Makrosporen im allgemeinen zum Embryosack entwickeln. Aus dieser Familie kennen wir jetzt durch die Studien mehrerer Forscher (Jönsson 1880, Fischer 1880, Péchoutre 1887, Guignard 1882, Murbeck 1901, Strasburger 1904, Albanese 1904) eine Menge ähnlicher Keimungsresultate.

Péchoutre (1902) fand ferner, daß *Rosa myriacantha* große Übereinstimmung mit *R. livida* zeigt, doch kann auch eine andere als die mikropylare Makrospore sich zum Embryosack entwickeln.

Rosenberg (1909) fand, daß bei den Teilungen im Pollenkorn von *Rosa canina* × *persaticifolia* A. und M. und *Rosa glauca* var. *Afzeliana* Fr. var. *dilatans* At. nicht nur Doppelchromosomen in der Diakinese und der Reduktionsspindel auftreten, sondern auch Einzelchromosomen. Die Pollenentwicklung zeigt infolgedessen verschiedene Abnormitäten, und es kommt niemals zur Ausbildung tauglicher Pollenkörner.

Strasburger (1904) macht kurze Angaben über die heterotypische Teilung von *Rosa livida*, *cinnamomea* und *canina*, aus denen er schließt, daß in diesen Formen die Chromosomenzahl bei der Reduktionsteilung nur 8 beträgt, die diploide Zahl also 16 ist. In den von Rosenberg untersuchten *R. glauca*- und *canina*-Formen ist die diploide Zahl 33 oder 34, die haploide würde daher 16 oder 17 betragen, aber wegen der unregelmäßigen Bindung der Chromosomen treten in der ersten Teilung 7 bivalente und etwa 20 univalente Elemente auf. Dies zeigt, daß also in derselben Gattung und auch in nächstverwandten Formen die Chromosomenzahl sehr verschieden sein kann.

Die von Strasburger untersuchten *Rosa*-Formen waren sexuell, während die von Rosenberg aller Wahrscheinlichkeit nach apogamisch waren; jedenfalls können sie anscheinend typische Samen ohne Befruchtung bilden.

Nach Schwertschlager (1915) erfolgt eine parthenokarpe Entwicklung der Früchte bei Ausschluß jeder Bestäubung bei *Rosa pomifera*, *rubiginosa*, *micrantha*, *elliptica*, *canina*, *glauca*, *agrestis*, *tomentosa*, *tomentella* und *dumetorum.* In den Fruchtbechern fanden sich fertile Nüßchen vor. Die Zahl der Nüßchen in den apogam entwickelten Früchten war meistens eins, bei *Rosa agrestis* var. *pubescens* werden ausnahmsweise sogar vier entwickelt. Jedenfalls handelt es sich um Apogamie.

Täckholm (1920 und 1922) stellte an einem reichen Material fest,

daß die Grundzahl der Chromosomen sicher nicht 8 ist. Haploide Gameten besitzen die systematischen Sektionen der „*Systylae*“ und „*Banksiae*“; diploide Gameten (= 14) haben *R. gallica*, *R. centifolia* var. *muscosa*, *R. lutea*, *pimpinellifolia* usw.; triploide Gameten finden sich bei *R. Sweginzowii*, *R. manca*. Aber Di- und Triploidie ist selbst innerhalb ein und derselben „Art“, bei der auch Haploidie vorhanden ist, ausgeprägt. Sämtliche „*Rosae caninae*“ haben karyologisch Bastardcharakter. Sie sind auch sämtlich apogam.

Nach den Untersuchungen von Blackburn und Harrison (1921) ist die Grundzahl der Chromosomen bei *Rosa* 7; es kommen außer den diploiden auch tetradiploide, pentadiploide und hexadiploide Formen vor. Während der Reduktionsteilung verhielten sich alle diploiden Arten normal. Unter der Sektion *pimpinellifolia* befand sich keine tetradiploide. Ein Teil der tetraploiden, alle pentaploiden und hexaploiden zeigten eine teilweise Reduktion auf 14 oder 28 Chromosomen. Bei diesen teilweise reduzierten Formen verläuft die heterotypische Anaphase in zwei Stufen, die erste bei der Zusammenlegung der Chromosomen, die zweite bei der Spaltung der univalenten Chromosomen. In vielen Fällen erreichen die gespaltenen univalenten Chromosomen die Pole nicht und bilden überzählige Kleinkerne. Die gleichen Verhältnisse wie bei der heterotypischen Teilung spielen sich in vermehrtem Maße bei der homöotypischen Teilung ab, so daß die großen Kerne in den Tetraden sowohl bei den pentaploiden als tetraploiden Arten meistens nur sieben Chromosomen besitzen. Wenn die Chromosomen sich bei der Teilung in zwei Gruppen teilen, können acht große Kerne entstehen und demgemäß Oktaden statt Tetraden gebildet werden. Vielkernige Pollen können ganz gewöhnlich bei anormalen Formen entstehen. Wenn aber hauptsächlich Kleinkerne vorhanden sind, kollabiert das Pollenkorn. Da dieses Verhalten bei allen bekannten Bastarden vorkommt, so läßt sich daraus schließen, daß jede *Rosa*, die eine partielle Reduktion zeigt, ein Bastard ist. Ferner zeigte sich, daß alle abnormen *Rosae* gelegentlich apomiktisch sind. Die außerordentliche Variation bei den *Rosae* ist in gleicher Weise auf Bastardierung zurückzuführen.

Auch Penland (1923) stellte als Haploidzahl bei *Rosa* 7 fest. Die Diploidzahl ist 14 bei *R. blanda*, *R. Maconnii*, *R. gymnocarpa*. Tetraploide Rassen sind *R. pendulina*, *R. sinnamomea*, *R. spinosissima*, hexaploid *R. acicularis* und *R. nutkana*. Bei Anorthoploidie kommt es häufig zur Bildung überzähliger Sporen. So z. B. bei *R. Alberti* und *R. rubrifolia*.

R. pimpinellifolia. Die Art ist nach Blackburn und Harrison (1924) tetraploid, besitzt also für Ei- und Spermakerne die Haploidzahl 14. Anderseits sind die *Tomentosa*-Mikrogene unharmonisch pentaploid, d. h. die Spermakerne haben 7, die Eikerne 28 Chromosomen. Man kann nun reziproke Bastarde herstellen zwischen *Rosa pimpinellifolia* und *Tomentosa*-Formen. Mit *R. pimpinellifolia* als ♀ werden die Bastarde 14 + 7 (21) Chromosomen in den somatischen Kernen besitzen, und doch zeigte die so hergestellte *R. Wilsoni* die Diploidzahl 42; sie hat demnach ihre ursprüngliche Chromosomengarnitur verdoppelt und ist dadurch fertil geworden.

Waldheimia geoides. Jönsson (1880) gibt ähnliche Verhältnisse wie für *Rosa livida* an.

Neurada procumbens. Die Pollenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus. Der reife Pollen ist zweikernig. Das Archespor ist einzellig, die Nuzellarepidermis ist einschichtig. Die Embryosackentwicklung ist normal,

der Embryosack sprengt die Nuzellusepidermis und tritt weit aus dem Nuzellus hervor. Die Haploidzahl ist 6 (Murbeck 1916).

Prunus. Bei *Cerasus Juliana* kommt nach Péchoutre (1887) auch eine gewisse Variation vor, aber lange nicht so groß wie bei *Amygdalus communis*, *Armeniaca vulgaris* und *Persica vulgaris*, deren drei Makrosporen in gleicher Weise zur weiteren Entwicklung befähigt sind.

Die *Prunoideen* besitzen nach Rühle (1924) warzenförmige Obturatoren, die nach der Befruchtung restlos verschwinden. Die Entwicklung des Embryosackes verläuft normal. Von den zwei Samenanlagen des Gynäzeums entwickelt sich fast stets nur eine zur Reife, bei *Pr. armeniaca* entwickeln sich aber häufig beide. Es wird ein basales Endospermhaustorium gebildet, indem die beiden ersten Endospermkerne je einen getrennten vielkernigen Wandbelag bilden, von denen nur der mikropylare zellig wird, während der chalazale nuklear bleibt und als Haustorium fungiert.

Pr. jedoensis. Ishikawa (1916) gibt als Diploidzahl 16 an.

Amygdalus campestris. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Jönsson (1881). Das Archespor ist einzellig.

Familie Leguminosae.

Es werden 3—4 Makrosporen gebildet, von denen sich die unterste oder aber die zweitunterste zum Embryosack entwickelt. Das Endosperm wird nuklear gebildet. Häufig werden vielkernige Suspensoren gebildet.

Acacia albida. Es kann sich nach Guignard (1882) sowohl die unterste als die zweitunterste Makrospore zum Embryosack entwickeln.

Mimosa Denhartii. Von Guignard (1881) wurde Polyembryonie infolge von Synergidenbefruchtung angegeben. Im reifen Samen findet sich jedoch stets nur ein Embryo.

Cercis siliquastrum. Hier beobachtete Guignard (1882), daß die beiden untersten Makrosporen häufig zweikernig waren, und schließt hieraus, daß jede von beiden Zellen sich zum definitiven Embryosack entwickeln könne.

Cassia tomentosa. Saxton (1907) zählte 12 haploide Chromosomen. Die zweitunterste Makrospore entwickelt sich zum Embryosack. Der Embryosack bildet am Antipodenende eine schlauchförmige Verlängerung, die sich mit einer Reihe von Antipodenzellen füllt, wie bei einigen Kompositen.

Die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen wird von Hus (1904) beschrieben. Es sollen sich Linin- und Kinoplasmafasern durch Anastomose zu den Spindelfasern vereinigen.

Cassia fistula. Nach Tischler (1910, 1921, 1924) ist der reife Pollen zweikernig. Der Beköstigungspollen ist im allgemeinen etwas größer als der Befruchtungspollen, ferner ist die Kernplasmarelation bei den Beköstigungspollen viel ungleichmäßiger als bei den Befruchtungspollen. Die Haploidzahl ist 12.

Crotolaria sagittalis. Der reife Embryosack ist nach Cook (1924) achtkernig, die Antipoden degenerieren frühzeitig. In einem Falle war der Pollenschlauch, ohne zu platzen, in den Embryosack eingedrungen und zeigte dort zahlreiche Windungen, wie es übrigens von Cook (1909) bereits bei *Passiflora adenophylla* beobachtet war. In einem Falle fand sich neben Embryo und Endosperm noch die Spitze des Pollenschlauches mit

anscheinend zwei Spermakernen vor. Cook möchte annehmen, daß es sich hier um Apogamie gehandelt habe; dies scheint mir jedoch bei den überaus zahlreichen Pollenschläuchen nicht zutreffend zu sein; möglicherweise ist ein zweiter Pollenschlauch eingedrungen (vgl. *Saxifraga granulata*), oder es handelt sich um einen Pollenschlauch mit vier Spermakernen, von welchen zwei bei der „doppelten" Befruchtung Verwendung fanden. In zwei Fällen wurde Polyembryonie durch Teilung des Vegetationspunktes des Embryos beobachtet. Das Endosperm ist nuklear.

Lupinus Barkeri, *L. polyphyllus*, *L. subcarnosus* Hook., *L. leptocarpus* Benth., *L. angustifolius* L. und *L. luteus* wurden von Strasburger (1880) untersucht.

Lupinus besitzt wie andere *Papilionaceen* einen vielzelligen Suspensor, der bei manchen Arten, die ihren Keim sehr tief im Embryosack bilden, frühzeitig in seinem organisch unteren Ende desorganisiert wird und daher für die Beobachtung verschwindet.

Im Endosperm werden keine Zellwände angelegt, die freien Kerne werden durch den Embryo verdrängt.

Hallquist (1921) stellte eine eingehende Analyse von Blüten- und Samenfarbe bei *Lupinus angustifolius* an und kommt zu der Annahme, daß zwei Faktoren (B und F) in demselben Chromosom liegen, und zwar sehr nahe beieinander, vielleicht in demselben Chromomer. Er findet ferner, daß in bestimmten Fällen die Gene nicht völlig unabhängig spalten. Es ist infolgedessen partielle Koppelung (B und V) anzunehmen mit einem Crossoverprozent von etwa 21. Er nimmt für BF und V Lage im gleichen Chromosom an. B und V und F und V müssen natürlich viel weiter voneinander entfernt liegen als B und F.

Winge (1925) gibt für *L. angustifolius* die Haploidzahl 20 und für *L. mutabilis* die Haploidzahl 24 an.

Laburnum vulgare hat nach Strasburger (1905) die haploide Chromosomenzahl 24.

Cytisus. Cytisus Adami, der berühmte Pfropfbastard aus *C. Laburnum* und *C. purpureus*, hat zytologisch verschiedene Bearbeitungen erfahren.

Tischler (1903) beschreibt die eigenartigen Wachstumserscheinungen des Nuzellusgewebes, die den Nuzellus größtenteils aus der Mikropyle hinausdrängen. Nur selten fanden sich normale Samenanlagen. Das Hinausdrängen des Nuzellus wird durch lebhaftes Wachstum einiger Zellreihen an der Basis des Nuzellus veranlaßt, wobei sich Amitosen und zweikernige Zellen finden.

Strasburger (1905 und 1907) gibt die haploide Chromosomenzahl für den Bastard und die Eltern mit 24 an; in den somatischen Zellen fanden sich je 48 Chromosomen vor.

Von Hildebrand (1908) wurde gezeigt, daß eine normale Befruchtung bei *Cytisus Adami*, obgleich selten genug, möglich ist.

Medicago sativa. Die Entwicklung des Embryosackes wird von Martin (1914) beschrieben. Die Anzahl der Archesporzellen schwankt zwischen 1 und 6. Es bilden sich häufig mehrere Tetradenreihen, aber schließlich wird nur ein reifer Embryosack neu gebildet. Gelegentlich wird nur eine Antipode ausgebildet. Im reifen Embryosack sind keine Antipoden mehr aufzufinden. Es wird ein langer Suspensor aus vielkernigen Zellen gebildet.

Melilotus alba. Nach Castetter (1925) weisen ein- und zweijährige Varietäten keinerlei zytologische Unterschiede auf. Die Haploidzahl ist 8.

Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem Simultantypus, und zwar nach dem Furchungsschema.

Trifolium hybridum. Nach Martin (1914) kommt ein vielzelliges Archespor vor, doch entwickelt sich nur eine Embryosackmutterzelle weiter; es werden vier Makrosporen gebildet. Die Embryosackentwicklung ist normal. Die Antipoden haben nur eine kurze Lebensdauer; zur Zeit der Befruchtung findet man keine Spur von ihnen.

Trifolium pratense. Nach Jönsson (1883) kommt Polyembryonie vor, diese soll wahrscheinlich auf das Vorhandensein von mehreren Embryosäcken zurückzuführen sein. Die Entwicklungsgeschichte stimmt nach Martin (1914) mit *Tr. hybridum* überein. Eine bis vier Archesporzellen finden sich, und zwar in der Hälfte der Samenanlagen mehr als eine. Sehr viele Samenanlagen sind unfruchtbar, oft alle in den Blüten einer Pflanze, vielleicht ist dies auf feuchtes Wetter zurückzuführen. Unbestäubte Blüten bilden keinen Embryo, so daß Parthenogenesis nicht vorkommt. Als Haploidzahl wird 12 angegeben.

Trifolium repens besitzt nach Martin (1914) etwa 12 haploide Chromosomen. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt wie bei *Tr. hybridum.* Oft soll sich die zweitunterste Makrospore entwickeln.

Folgende Chromosomenzahlen werden von Bleier (1925) angegeben: *Tr. arvense* 7, *glomeratum* 7, *campestre* 7, *badium* 7, *pratense* 7, *resupinatum* 8, *fragiferum* 8, *Thalii* 8, *hybridum* 8, *ochroleucum* 8, *lappaceum* 8, *incarnatum* 8, *alpestre* 8, *montanum* 9 (?), *minus* 14, *repens* 14, *medium* etwa 48—49, *pannonicum* etwa 48—49.

Die Arten mit gleicher Chromosomenzahl besitzen Chromosomen verschiedener Größe; die Arten mit größeren Chromosomen haben ein größeres Kernvolumen. Die stattlichen Pflanzen besitzen große Kernvolumina, die Arten mit niedrigem Wuchs dagegen kleine Kernvolumina. Eine Ausnahme bildet *Trifolium hybridum.*

Die tetraploide Form *Tr. minus* scheint aus einer diploiden durch Querteilung der Chromosomen entstanden zu sein. Die Sektionen *Chronosemium* und *Galearia* zeichnen sich durch einheitliche Chromosomen- und Kernvolumenverhältnisse aus, während die Chromosomenzahlen und Kernvolumina in den Sektionen *Euamoria* und *Eulagopus* sehr verschieden sind. Vielleicht ist es von Bedeutung, daß *Tr. medium* und *Tr. pannonicum*, die die höchsten Chromosomenzahlen haben, leicht Bastarde bilden, während sonst Speziesbastarde bei *Trifolium* kaum bekannt geworden sind.

Colutea arborescens. Über bemerkenswerte Eigentümlichkeiten in der Endospermanlage berichtet Němec (1910). Dieselbe stellt anfangs einen vielkernigen Wandbeleg vor, in dem ziemlich gleichmäßig die gleich großen Kerne verteilt sind. Nach Beendigung der Kernvermehrung beginnen die Kerne in der Chalazagegend stark zu wachsen und erreichen ungewöhnlich große Dimensionen. In dem Mikropylarende bleiben die Kerne klein, ihre Form ist rundlich, im Chalazaende erscheinen sie schließlich linsenförmig. Die großen Kerne entstehen durch Kernwachstum. Die Segmentierung der vielkernigen Endospermanlage beginnt bei dem Mikropylarende und verbreitet sich allmählich kaum auf die Hälfte der Endospermanlage. Zwischen den großen Kernen werden Scheidewände überhaupt nicht differenziert.

Arachis hypogaea. Der reife Embryosack ist nach Reed (1924) achtkernig; die Antipoden degenerieren bald. Die Endospermbildung folgt dem

nuklearen Typus. Es wird nur ein einschichtiges Endosperm gebildet. Der Suspensor besteht aus zahlreichen Zellen, die aber stets einkernig sind. Die Zellen des Suspensors unterscheiden sich von denen des Embryos durch ihre Größe und ihren geringeren Gehalt an Zytoplasma.

Vicia faba. Von v. Wasielewski (1902) wurde die Einwirkung von Chloralhydratlösungen auf die Wurzelspitze von *Vicia faba* studiert; es zeigten sich ganz überraschende Kernbilder, die von v. Wasielewski als Amitosen gedeutet wurden, die aber, wie spätere Untersuchungen ergaben, Kernverschmelzungen sind. Diese kommen dadurch zustande, daß der Phragmoplast in sich teilenden Zellen aufgelöst wird, wodurch zweikernige Zellen entstehen, deren Kerne miteinander verschmelzen.

Kernteilungsuntersuchungen an den Wurzelspitzen von *Vicia faba* wurden von Karpoff (1904) angestellt. Die achromatische Substanz bildet sich ausschließlich aus dem Zytoplasma. Sie äußert sich sehr hübsch nach Ätherwirkung, indem sie stark an Größe zunimmt.

Stockard (1906) untersuchte das Verhalten des Kerns in den Nektardrüsen von *Vicia faba* und stellte fest, daß der Kern keine Granula direkt abgibt, aber eine Substanz ausscheidet, die sich im Zytoplasma in Körnchen verwandelt.

Bei *Vicia faba* zählten Němec (1910) und Sharp (1914), ebenso bei *V. cracca* Sakamura (1914) sechs haploide Chromosomen, von denen nach Sharp eines doppelt so groß wie die anderen ist, während *V. cracca* zwei größere hat. Fraser und Snell (1910, 1911) geben sieben haploide Chromosomen an, sie treten nach ihren Untersuchungen an *Vicia faba* für eine Spaltung der Chromosomen in der voraufgehenden Telophase ein. Zu dem gleichen Ergebnis kommt Fraser (1914) an Material der meiotischen Teilungen des Mikro- und Makrosporangiums.

Da Němec (1910) bei seinen Chloralisierungsversuchen in mehreren Zellen 12 bzw. 48 Karyomeriten zählen konnte, dürfte die Haploidzahl 6 und nicht 7 sein. Jedenfalls wäre eine Nachuntersuchung angebracht.

Fraser (1914) beschreibt endlich auch die Ausstoßung von Chromatin aus dem Kern der Pollenmutterzelle; es dürfte sich hier um Degenerationsanzeichen handeln, da in allen Stadien der Pollenentwicklung Entartungserscheinungen zu beobachten sind, wie dies bei Kulturpflanzen häufig ist.

Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba* arbeitete Schrammen (1902). Bei hohen Temperaturen wird die Bildung des Nukleolus und der chromatischen Elemente wesentlich gefördert, bei niedrigen Temperaturen gehemmt. Sehr häufig ließen sich Pseudoamitosen beobachten, die entweder durch Einschnürung von Kernen oder durch Zurückbleiben einzelner Chromosomen bei der Kernteilung entstehen. Es treten auch zweikernige Zellen infolge Nichtausbildung der Zellplatte auf.

Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba* berichtet Hottes (1901).

Vicia americana. Die Entwicklung des Embryosackes (vielzelliges Archespor, vier Makrosporen) beschreibt Martin (1914). Im reifen Embryosack sind keine Antipoden mehr nachweisbar. Der Proembryo besteht aus einem Filament von drei Zellen, von welchen die terminale den Embryo bildet, während die beiden anderen einen langen Suspensor von je zwei Zellagen bilden. Die Zellen des Suspensors besitzen sehr wenig Zytoplasma und sind vielkernig.

Sakamura (1920) gibt als Haploidzahlen an für *Vicia cracca* 6, *pseudoorobus* 6, *sativa* 6, *atropurpurea* 7, *pseudocracca* 7, *unijuga* 12.

Lens esculenta besitzt nach Sakamura (1920) die Haploidzahl 7.

Lathyrus odoratus. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Jönsson (1881). Im reifen Embryosack sind die Antipoden degeneriert. Bei einigen Rassen von *L. odoratus* finden sich sterile Antheren. Nach Gregory (1905), der auch die normale Pollenentwicklung untersuchte, kann dies Sterilwerden entweder durch Ausbildung von Chromosomen von unregelmäßigem Aussehen herbeigeführt werden oder bereits in einem früheren Stadium. Eine normale Teilung der Pollenmutterzelle fand in diesen Fällen niemals statt. Das Sterilwerden war auf die Antheren beschränkt, während sich der Embryosack stets normal entwickelte.

Lathyrus odoratus und *L. latifolius* haben nach Winge (1919) sieben Chromosomen in der Haploidzahl. Latter (1925) beschreibt die Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle und gibt gleichfalls als Haploidzahl 7 an. Tetradenbildung simultan nach dem Furchungsschema.

L. vernus hat nach Sakamura (1920) die Haploidzahl 7.

Orobus. Im Anschluß an Mitteilungen von Hegelmaier über die Entwicklung der Suspensorzellen bei *Orobus vernus* und *niger* untersuchte Strasburger (1880) *Orobus vernus* und *Pisum sativum.*

Die Kernteilung in jungen Keimträgern erfolgt entgegen den Angaben Hegelmaiers auf mitotischem Wege, in älteren Suspensoren setzt Kernfragmentation ein. Die Zellen des Suspensors sind vielkernig, und ebenso wie im Endosperm sieht man auch hier alle Kerne der gleichen Zelle im gleichen Entwicklungsstadium.

Pisum sativum besitzt nach Cannon (1903) die haploide Chromosomenzahl 7. Bei der Spermatogenese verschiedener mendelnder Bastarde war zytologisch kein Unterschied zu finden. Sakamura (1920) und Winge (1925) geben gleichfalls die Haploidzahl 7 an.

Nabokich (1904) stellte Versuche über Kernteilung in sauerstofffreier Atmosphäre an und fand, daß tatsächlich eine normale anaerobe Kernteilung vorkommt; die Wurzeln zeigen jedoch nach 20 Stunden keine Teilung mehr.

Von Němec (1904) wurde angegeben, daß die durch Behandlung mit Chloralhydrat erhaltenen tetraploiden Kerne autoregulativ durch typische Reduktionsteilung die normale diploide Chromosomenzahl wiederherstellen. Strasburger (1907) stellte demgegenüber fest, daß solche typischen Reduktionsteilungen, wie sie Němec für sein Objekt angegeben hatte, tatsächlich bei diesem nicht vorkommen. Němec (1909 und 1910) bleibt jedoch bei seiner Angabe, daß er sich von dem Vorhandensein vegetativer Chromosomenreduktionen trotz Strasburgers gegenteiliger Angabe habe überzeugen können.

Beim Studium nichtchloralisierter Vergleichswurzeln der *Erbse* fiel es Strasburger (1907) auf, daß auch in diesen, wenn auch nur vereinzelt, syndiploide Zellen bzw. Zellreihen vorkommen können. Meist trifft man diese Erscheinung in den äußersten Zellschichten der Wurzelspitze an, doch sind sie auch in deren Innerm nicht ganz ausgeschlossen.

Untersuchungen über die Einwirkung von Radiumstrahlen wurden von Bruynoghe und Maisin (1925) angestellt. Es traten Sistierung der Mitosen und Chromatinschädigung bis zur Karyolyse auf; die Ruhekerne wurden anscheinend nicht geschädigt.

P. arvense, *P. sativum* mut. *fasciata* und zwei andere Typen haben nach Winge (1925) gleichfalls die Haploidzahl 7.

Phaseolus vulgaris. Über die Kernteilung in den Wurzelspitzen liegen Untersuchungen von Wager (1904) vor. Über das Verhalten der Chromosomen und Nukleolen im Wurzelmeristeum berichtet Martins Mano (1904).

Nabokich (1904) beobachtete das Verhalten von Keimlingen und Wurzeln von *Phaseolus vulg.* bei anaerober Kultur und fand nach fünf Stunden in den Wurzeln überall Zellen mit zwei Kernen.

Im protoplasmatischen Wandbeleg des Endosperms werden nach Strasburger (1880) keine Scheidewände angelegt, sondern die Kerne bleiben frei, bis sie durch den Embryo verdrängt werden.

De Bruyne (1906) verfolgte die Endospermentwicklung von *Phas. vulgaris*.

Brown (1917) untersuchte verschiedene Varietäten; es zeigte sich zytologisch kein Unterschied.

Eine große hypodermale Zelle in der Samenanlage entwickelt sich selbst oder möglicherweise nach einmaliger Teilung zur Embryosackmutterzelle. Es bilden sich drei axial gelegene Makrosporen, von denen die innerste zum Embryosack wird. Die drei Antipodenzellen verschwinden zur Zeit der Befruchtung. Die Synergiden haben einen deutlichen Fadenapparat. Der Proembryo besteht aus einer Reihe von drei Zellen, die terminale bildet den Embryo.

Das Endosperm wird durch freie Kernteilung gebildet.

Dolichos multiflorus. Němec (1910) stellte 24 diploide Chromosomen fest.

22. Reihe Geraniales.

Unter den *Geraniales* finden wir ein vielzelliges Archespor bei den *Linaceen* und bei einigen *Euphorbiaceen*. Sonst ist das Archespor einzellig.

Die Embryosackentwicklung der *Geraniales* verläuft im allgemeinen nach dem Normaltypus, d. h. es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die innerste zum achtkernigen Embryosack wird. Nur bei einigen *Euphorbiaceen* sowie den *Malpighiaceen* werden alle vier Makrosporen zum Aufbau des Embryosackes herangezogen, und es resultiert hier dann ein 16kerniger Embryosack.

Der Embryosack der *Geraniales* kennzeichnet sich durch das schnelle Zugrundegehen der Antipoden, nur die *Polygalaceen* machen von dieser Regel eine Ausnahme.

Als bemerkenswert ist noch das Auftreten von Polyembryonie bei den *Euphorbiaceen* und *Rutaceen* zu nennen.

Ein Suspensorhaustorium ist festgestellt bei den *Linaceen*, den *Oxalidaceen*, den *Geraniaceen* und den *Tropaeolaceen*.

Bei der männlichen Haploidgeneration der *Geraniales* finden wir als besonderes Kennzeichen, daß sich die generative Zelle des Pollenkorns in fast allen Fällen bereits vor der Keimung des Pollenschlauches teilt, wobei die generative Zelle aufgelöst wird, so daß im Plasma des ungekeimten Pollenkorns drei Kerne vorhanden sind. Eine Ausnahme machen hiervon die *Tropaeolaceae*, *Malpighiaceae* und eine Anzahl *Rutaceae* und *Euphorbiaceae*.

Familie Geraniaceae.

Die Pollenkörner der *Geraniaceen* sind im reifen Zustand dreikernig. Zuerst wurde dies festgestellt von Elfving (1878) für *Geranium Hookerianum*. Strasburger (1884) gibt das gleiche für *Erodium cicutarium* an.

Erwähnt sei endlich noch, daß Beer (1921) die Entwicklung von überzähligen Pollenkörnern bis zu acht aus einer Pollenmutterzelle beobachten konnte.

Über die Keimentwicklung der *Geraniaceen* hat Hegelmaier (1878) gearbeitet, über die Embryosackentwicklung liegt eine Veröffentlichung von Billings (1901) vor.

Der letztere stellte bereits fest, daß die verschiedensten *Geranium*-, *Pelargonium*- und *Erodium*-Arten sich in ihren Entwicklungsgängen vollkommen gleich verhalten, so daß er im besonderen nur *Geranium pratense* bespricht.

Über die Tapetenzellen der *Geraniaceen* liegen Untersuchungen von Strasburger (1882) vor. Dieser untersuchte *G. cristatum* und *sanguineum* und macht darüber folgende Angabe: „Ist das Pollenkorn in seiner äußeren Gestaltung vollendet, so geben die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit auf und wandert ihr Plasma zwischen die Pollenzellen ein. Auch bei *Geranium* hatten sich die Tapetenzellen zuvor bedeutend vergrößert und die nächstäußere Schicht der Antherenwandung, wenn auch hier relativ spät, zerquetscht. Das Einwandern der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner erfolgt hier auf verhältnismäßig vorgerücktem Entwicklungsstadium."

Ferner untersuchte Juel (1913) *G. silvaticum* L. und *lividum* (Pers.) L'Hér. Das Material lieferte aber nur ziemlich schlechte Präparate, jedoch gibt Juel an, daß kein wirkliches Plasmodium gebildet wird, sondern daß es sich hier ungefähr wie bei *Linum* verhalte. Das Zerfließen der Tapetenzellen trete sehr spät ein und falle mit ihrer Desorganisation zusammen.

Nach Schürhoff (1924) findet sich die vollständige Ausbildung des Periplasmodiums im Stadium der Zweikernigkeit der Pollenkörner. In reifen Pollensäcken, in denen die Pollenkörner dreikernig sind, findet man meistens nicht mehr eine Spur des Plasmodiums vor.

Die *Geraniaceen* besitzen ein einzelliges Archespor. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in vier Tochterzellen, und die unterste hiervon entwickelt sich in normaler Weise zum achtkernigen Embryosack. Bemerkenswert ist, daß die Antipoden sehr schnell degenerieren, so daß man sie nur selten zu Gesicht bekommt. Im reifen Embryosack ist von den Antipoden niemals mehr etwas zu finden.

Die Polkerne verschmelzen sehr früh zum sekundären Embryosackkern, dieser rückt dann in den oberen Teil des Embryosackes, wo er sich den Synergiden anlegt, so daß er genau die gleiche Lage wie die Eizelle einnimmt. Auf Querschnitten durch den Eiapparat findet man infolgedessen vier Zellen bzw. Kerne kreuzweise geordnet, von denen die mittleren die Synergiden sind, während an den beiden Seiten die Eizelle und der sekundäre Embryosackkern liegt.

Pelargonium zonale. Nach Untersuchungen von Schürhoff (1924) wird nur eine Embryosackmutterzelle gebildet, welche vier Tetradenzellen entwickelt, von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack wird. Der Embryo besitzt ein Suspensorhaustorium. Die Pollenkörner sind dreikernig, und in den Antheren wird ein Periplasmodium gebildet.

Geranium Hookerianum. Elfving (1878) gibt an, daß die Pollenkörner dreikernig sind.

Geranium ibericum. Beer (1921) stellte die Entwicklung von überzähligen Pollenkörnern (bis acht) aus einer Pollenmutterzelle fest.

Geranium Robertianum. Die Pollenkörner sind nach Untersuchungen von Schürhoff (1924) dreikernig, der vegetative Kern des Pollenkorns ist fingerförmig gelappt. Der Suspensor bildet ein Haustorium.

Erodium cicutarium. Die Pollenkörner sind nach Strasburger (1884) dreikernig.

Erodium gruinosum hat einen mit *Geranium pratense* übereinstimmenden Entwicklungsgang, nur tritt in jungen Stadien des Embryos eine Anzahl von Nuzelluszellen zwischen der Eizelle und dem Integument und umliegenden Tapetum an der Mikropyle auf, welche bei allen *Geranium*-Arten fehlt. Die kleine Ansammlung von Nuzelluszellen um die Basis des Suspensors bleibt so lange erhalten, bis sich das Endosperm um den Suspensor vollständig gebildet hat (Billings 1901).

Familie Oxalidaceae.

Nach Schürhoff (1924) zeichnet sich diese Familie durch folgende zytologische Merkmale aus:

1. kein Tapetenperiplasmodium,
2. dreikernige Pollenkörner,
3. ein einzelliges Archespor,
4. normale Embryosackentwicklung,
5. frühzeitige Degeneration der Antipoden,
6. ein Suspensorhaustorium,
7. kein Endospermhaustorium,
8. nukleare Endospermbildung.

Oxalis acetosella. Der reife Embryosack zeigt nach Jönsson (1881) normalen Bau. Die Polkerne sind verschmolzen und liegen in der Nähe des Eiapparates. Samuelsson (1913) gibt nukleares Endosperm an.

Nach der Untersuchung von Schürhoff (1924) verläuft die Pollenbildung ganz normal. Die Tapetenzellen sind zweikernig und werden aufgelöst, wenn die Pollenkörner das einkernige Stadium erreicht haben. Irgend eine Andeutung eines Periplasmodiums ist nicht vorhanden. Die fast reifen Pollenkörner sind zweikernig und zeigen einen sternförmigen vegetativen Kern und eine langgestreckte generative Zelle.

Nach der Befruchtung bildet sich ein nukleares Endosperm, und der Embryo entwickelt sich. Bemerkenswerterweise bildet sich ein Suspensorhaustorium aus, indem die Suspensorzellen durch die Mikropyle bis zur Testa vordringen. Die Kerne des Haustoriums vergrößern sich und zeigen durch ihre Form und Färbung an, daß es sich um sekretorisch tätige Zellen handelt. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit hört jedoch die Funktion dieses Haustoriums auf, was an den Desorganisationserscheinungen der Zellkerne feststellbar ist. In weiter entwickelten Samen ist das Haustorium nur noch schwer zu erkennen, wodurch sich der negative Befund von Billings erklärt.

O. corniculata. Nach Hammond (1908) gehen die Antipoden früh zugrunde. Der Suspensor bildet ein Haustorium, das durch die Integumente zur Testa vordringt.

O. valdiviensis. Die Entwicklung des Embryosacks usw. wird von Billings (1901) beschrieben. Er fand kein Suspensorhaustorium.

O. lasiandra Zucc. besitzt dreikernige Pollenkörner. Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration entspricht der von *O. acetosella.* Im reifen Embryosack sind die Antipoden bereits degeneriert. Befruchtete Stadien fanden sich nicht (Schürhoff 1924).

O. stricta. Nach Schürhoff (1924) sind die Pollenkörner wesentlich kleiner als die von *O. acetosella.* Die reifen Pollenkörner enthalten drei Kerne; die generativen Kerne sind kommaförmig gestreckt. Die generative Zelle, die eine langgestreckte Form besitzt, löst sich bei der Teilung des generativen Kerns auf, so daß im reifen Pollenkorn alle drei Kerne im gemeinsamen Zytoplasma des Pollenkorns liegen.

Die Embryosackentwicklung erfolgt in der gleichen Weise wie bei *O. acetosella.* Auch bei *O. stricta* wird ein Suspensorhaustorium gebildet, doch erreicht es nicht so große Dimensionen wie bei *O. acetosella.* Es besteht nur aus einer Gruppe von wenigen Zellen, die in die Mikropyle eindringen und dort den Embryo gewissermaßen verankern. Die Zellkerne dieses Haustoriums sprechen nicht für eine wesentlich gesteigerte Tätigkeit im ernährungsphysiologischen Sinne. Bevor der Embryo seine definitive Größe erreicht hat, geht der Suspensor zugrunde, so daß in späteren Stadien nichts mehr von dem Suspensorhaustorium zu sehen ist. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

Von Soltwedel (1881) wurde bereits für *O. stricta* nukleares Endosperm angegeben.

O. floribunda besitzt nach Winge (1925) die Haploidzahl 7.

Familie Tropaeolaceae.

Der Suspensor bildet eigenartige Haustorien. Die Pollenkörner sind zweikernig, das Endosperm wird nuklear angelegt.

Tropaeolum majus. In den Zellen der Suspensorfortsätze fand Wóycicki (1907) eigenartige „hyperchromatische" sehr große Kerne, in denen das Chromatin in einzelnen Ballen auftritt. Diese Hyperchromatie hängt mit der Arbeitsintensität jener Kerne, die aus der stärkehaltigen Schicht der Samenschale Kohlehydrate direkt aufzunehmen haben, zusammen.

Desgleichen berichtet Wóycicki (1907) über den Bau des Embryosackes von *Tr. majus.* Die Antipoden gehen vor der Befruchtung zugrunde, sie sind übereinandergelagert, wie bei den Kompositen. Die Synergiden besitzen ein sehr schön gezeichnetes Chromatinnetz in ihren Kernen. Eikern und Endospermkern besitzen dagegen nur einen außergewöhnlich großen Nukleolus.

Die Chalaza entwickelt sich zu einem sehr starken Gewebekörper, in welchen der Embryosack hineinwächst; der letztere hat den Nuzellus und fast das ganze innere Integument resorbiert, so daß von letzterem nur die Mikropyle auf der Spitze des Embryosackes übrigbleibt. Wenn das Ende des Embryosackes in das Gewebe des Nuzellus hineinzuwachsen beginnt, so vergrößern sich dessen Zellen in der unmittelbaren Nachbarschaft des eindringenden Embryosackes. Die Kerne des Nuzellusgewebes wachsen gleichfalls, während die Zellmembranen sich auflösen. Die Kerne der jetzt mehrkernig gewordenen Zellen verschmelzen miteinander und werden dann resorbiert.

Tropaeolum bildet lange vielzellige Embryonalhaustorien. Der Em-

bryoträger erscheint nach Leidicke (1903) knotig verdickt und verlängert sich zu einem fadenartigen Gebilde, das an seiner Spitze den Embryo trägt. Aus dem Knoten entspringen zwei lange Äste, die Embryonalhaustorien, deren einer aus dem Samen heraustritt und an dessen Oberfläche längs der dorsalen Seite herunterwächst, während der zweite Schenkel in das Gewebe der Plazenta eindringt.

Nach Schürhoff (1924) sind die reifen Pollenkörner zweikernig. Bei der weiblichen Haploidgeneration wird nur eine Archesporzelle angelegt, die innerste der vier entstehenden Makrosporen wird zum achtkernigen Embryosack. Die Antipoden sind übereinandergelagert und im reifen Embryosack meistens völlig zugrunde gegangen. Es findet normale Befruchtung statt. Die Endospermbildung ist nuklear. Die Haploidzahl beträgt nach Sugiura (1925) 14. Die Tetradenteilung der Pollenmutterzellen findet nach dem simultanen Typus, und zwar nach dem Furchungsschema statt. Gelegentlich kann die Furchung schon nach der heterotypischen Teilung einsetzen. In den somatischen Zellen kann man die Paarung der Chromosomen beobachten; im Rindenparenchym kommen Amitosen vor. Die Haploidzahl ist nach Winge (1925) 14.

Die Haploidzahl ist nach Sugiura (1925) 14. Im Rindenparenchym treten amitotische Bilder auf; es finden sich oft drei oder mehr Kerne in einer Zelle (?).

Tr. minus zeigt nach Schürhoff (1924) in der männlichen Haploidgeneration genau dasselbe Verhalten wie *Tr. majus*. In den reifen Pollenkörnern war die generative Zelle ebenfalls ungeteilt. Die Entwicklung des Embryosacks gleicht der von *Tr. majus*.

Familie Linaceae.

Diese Familie hat nach Schürhoff (1924) dreikernige Pollenkörner. Sie besitzt ein mehrzelliges Archespor, einen Basalapparat und ein Suspensorhaustorium.

Nach Hegelmaier (1889) wird ein Embryosacktapetum gebildet.

Linum perenne. Hofmeister (1849) bearbeitete eine Form *L. perenne* und fand dabei unter anderem, daß das Chalazaende des Embryosacks sich in die Substanz der Chalaza hinein verlängert. Zugleich beobachtete er zwei langgestreckte Zellen, welche den Raum des dadurch entstandenen Auswuchses einnehmen, und welche entweder zugrunde gehen können, oder deren eine bedeutend anwachsen und den Embryosack bis zur Hälfte ausfüllen kann. Auch Guignard (1893) beobachtete die Verlängerung im chalazalen Teile des Embryosackes. Die ausführlichste Arbeit über den Embryosack der *Linaceen* lieferte vor Billings Hegelmaier (1891). Dieser untersuchte sechs Arten von *Linum*, von denen er fünf abbildet. In allen Fällen kann er am Embryosack zwei Teile unterscheiden, einen oberen, der Mikropyle zunächst liegenden, in welchem das Endosperm sich in normaler Weise entwickelt, und einen unteren, welcher der Chalaza anliegt und seiner Meinung nach vollständig steril und ohne Bedeutung ist, da er sich teilweise oder vollständig von dem anderen abtrennt. Über den Ursprung der Kerne, die sich im unteren Teil befinden, gelang es ihm nicht, Sicheres festzustellen, und er hält es für am wahrscheinlichsten, daß sie vom Endosperm stammen.

Juel (1903) schreibt: „Auch bei *Linum* ereignet sich etwas, das einer Periplasmodiumbildung sehr nahekommt. Das aus den Tapetenzellen heraus-

fließende Plasma ist aber ohne Zweifel schon im Absterben begriffen und die zusammenhängende, den Antherenraum ausfüllende Plasmamasse wird wahrscheinlich nie gebildet. Von einem wirklichen Plasmodium kann daher bei *Linum* keine Rede sein."

L. perenne zeichnet sich nach den Untersuchungen Schürhoffs (1924) durch ein vielzelliges Archespor aus, wie es Jönsson (1881) für *L. usitatissimum* und *L. flavum* angegeben hat. Die Angabe von Guignard (1893), daß *L. usitatissimum* nur ein einzelliges Archespor besäße, ist sicher falsch. Auch bei *L. perenne* entwickelt sich nur eine Embryosackmutterzelle weiter. Diese bildet vier Makrosporen, von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack wird.

Die Befruchtung findet in normaler Weise statt und wurde mehrfach beobachtet. Bevor die befruchtete Eizelle sich teilt, tritt der Endospermkern in die Teilung ein. Im Anschluß an diese Kernteilung findet eine Zellteilung statt. Durch diese Zellteilung wird der Embryosack in eine obere und eine untere Hälfte zerlegt. Der gleiche Vorgang findet auch, wie wir noch sehen werden, bei den anderen *Linum*-Arten statt, in den späteren Teilungen der Endospermkerne werden jedoch keine Wände mehr ausgebildet. Dieser Befund ist von besonderer Wichtigkeit; denn es handelt sich hier um die Ausbildung eines Basalapparates, wie er bisher bei den *Dikotyledonen* nur selten nachgewiesen wurde. Bei *L. perenne* wird kein Tapetenperiplasmodium gebildet.

L. flavum weicht nach Schürhoff (1924), was den Hauptcharakter des Embryosackes betrifft, nicht wesentlich von *L. austriacum* ab. Jönsson gibt an, daß sich diese Art ebenso wie *L. usitatissimum* verhält.

L. catharticum L. Souèges (1925) beschreibt den eben befruchteten Embryosack; er gibt zwei freie Endospermkerne an, die Wandbildung zwischen ihnen beschreibt er nicht. Die Suspensorzelle ist zuerst verhältnismäßig sehr groß, später teilt sie sich und ist dann von ungefähr gleicher Größe wie die Zellen des Embryos.

L. usitatissimum besitzt nach Jönsson (1881) ein mehrzelliges Archespor. Doch bildet nur eine Zelle Makrosporen. Die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Die Entwicklung des Embryosackes ist normal.

Billings (1901) gibt für *L. usitatissimum* gleichfalls mehrere Archesporzellen an.

L. usitatissimum v. *hungaricum*. Diese Art wurde von Schürhoff (1924) besonders deswegen zur Untersuchung herangezogen, weil Billings sie genauer studiert hat. Wenden wir uns zunächst zum reifen Embryosack, so sehen wir, daß nur einige Nuzelluszellen im chalazalen Teile erhalten sind; aber auch sie befinden sich bereits in Degeneration. Billings spricht diese Nuzelluszellen als Archesporzellen an; nach Schürhoffs (1924) Auffassung handelt es sich hier jedoch um rein vegetative Zellen des Nuzellus, denn die Anzahl der Zellen ist verschieden groß, und ferner sind sie stets axial gelagert, während die Archesporzellen in der jungen Samenanlage nebeneinanderliegen und bei der Ausbildung des Embryosackes resorbiert werden. Es handelt sich bei diesen Zellen ohne jeden Zweifel um homologe Bildung des Leitungsgewebes, wie wir es bei *L. perenne* kennengelernt haben. Die Befruchtung findet in normaler Weise statt, der Pollenschlauch ist auf seinem ganzen Wege in der Mikropyle zu verfolgen, das Endosperm legt bei der ersten Teilung eine Zell-

platte an, wodurch das Endosperm in einen oberen und einen unteren Teil geteilt wird. In beiden Teilen erfolgt reichliche Kernteilung, und der untere Teil fungiert als Haustorium, indem er die letzten Nuzelluszellen auflöst und statt dessen die Leitung der Nährstoffe übernimmt.

Der Pollen von *Linum* ist nach Blaringhem (1921) verschieden, je nachdem es sich um Leinrassen handelt, die der Samen wegen gezüchtet werden (*Maroc*, *Bombay*, weißkörniger) oder um Leinrassen, die zur Gewinnung der Faser kultiviert werden. Im ersteren Falle ist der Pollen normal und regelmäßig gebaut (60—50×50—45 μ), im letzteren Falle kommen zahlreiche abortierte und unregelmäßig gestaltete Pollenkörner vor. Während die Kreuzungen zwischen den saatliefernden Rassen normalen und gleichförmigen Pollen ergeben, liefert die Kreuzung der Kulturrassen mit dem wilden *L. angustifolium* abortierte und ungleich große Pollenkörner. Die meisten Faserleine sind heterogen, die Pollen sind unregelmäßig und zum Teil abortiert.

Die Haploidzahl von *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* ist nach Tammes (1923) 30.

Familie Erythroxylaceae.

Pollen dreikernig, Archespor einzellig, Endosperm nuklear, keine Haustorien.

Erythroxylon novogranatense. Nach den Untersuchungen von Schürhoff (1924) bleiben die Tapetenzellen der Antheren sehr lange erhalten und wölben sich an vielen Stellen in das Antherenfach hinein. Zur Ausbildung eines Periplasmodiums kommt es jedoch nicht. Die Pollenkörner sind verhältnismäßig klein und zeigen im reifen Zustand drei Kerne.

Die Embryosackentwicklung ist normal. Es wird nur eine Embryosackmutterzelle angelegt, von den vier Makrosporen wird die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack. Die Antipoden sind bei der Reife des Embryosacks bereits degeneriert. Nach der Befruchtung bildet sich zuerst ein nukleares Endosperm, das bald den ganzen Nuzellus verdrängt. Es wird weder ein Suspensor- noch ein Endospermhaustorium angelegt.

Familie Zygophyllaceae.

Pollen dreikernig. Archespor einzellig, Embryosackbildung normal.

Tribulus terrester. Nach Schürhoff (1924) wird in der männlichen Haploidgeneration kein Periplasmodium gebildet. Die reifen Pollen sind dreikernig, die beiden generativen Kerne sind stets nebeneinander gelagert. Die weibliche Haploidgeneration zeigt keine Besonderheiten. Das Archespor ist stets einzellig. Der Embryosack ist achtkernig. Die Antipoden liegen in einer Reihe übereinander. Stadien der Endospermbildung lagen nicht vor.

Familie Cneoraceae.

Die Familie zeigt den Normaltypus der angiospermen Haploidgeneration. Die Pollenkörner sind dreikernig. Schürhoff (1924).

Cneorum tricoccum wurde von Schürhoff (1924) untersucht. Die Entwicklung der Pollenkörner zeigt keine Abweichungen. Das reife Pollenkorn besitzt im gemeinsamen Zytoplasma drei Kerne. Die weibliche Haploidgeneration zeigt gleichfalls keine wesentlichen Besonderheiten. Das Archespor ist einzellig, von den gebildeten vier Makrosporen wird die innerste zum achtkernigen Embryosack. Dieser besitzt vor der Befruchtung

drei gut entwickelte Antipoden, die in älteren Stadien nicht mehr nachzuweisen sind. Die Befruchtung von *Cneorum* zeichnet sich dadurch aus, daß keine der beiden Synergiden zerstört wird, wie unter anderem auch von Lagerberg für *Adoxa* beschrieben ist. Der Suspensor ist nur sehr klein und funktioniert in keiner Weise als Haustorium. Die Endospermentwicklung folgt dem rein nuklearen Typus.

Familie Rutaceae.

Die *Rutaceen* zeichnen sich durch die Bildung von Nuzellarembryonen aus. Archespor einzellig. Die innerste Makrospore wird zum Embryosack. Die Pollen sind zwei- oder dreikernig.

Xanthoxylum Bungei Planch. entwickelt nach Longo (1908) Nuzellarembryonen.

Dictamnus fraxineus bildet nach Jönsson (1881) aus der Embryosackmutterzelle stets nur drei Makrosporen, von denen die unterste zum Embryosack wird.

Dictamnus albus L. besitzt nach Schürhoff (1924) zweikernige Pollenkörner. Das Archespor ist einzellig, die Embryosackentwicklung normal. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

Bei *Citrus aurantium* beschreibt Strasburger (1878) die Bildung von Adventivkeimen aus dem Nuzellargewebe.

Die haploide Chromosomenzahl von *C. aurantium* subsp. *amara* und subsp. *sinensis* sowie *C. medica* subsp. *Bajoura* ist nach Strasburger (1907) acht, ebenso bei *C. nobilis* var. *„Unshu“* nach Osawa (1912). Dieser beschreibt die Vorgänge der Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Befruchtung an *C. trifoliata*, welche in normaler Weise verlaufen. Bei samenlosen Sippen degenerieren entweder die Pollenmutterzellen, oder es bilden sich Tetraden, die aber gänzlich taub sind. Die Embryosäcke degenerieren meistens, nur wenige entwickeln sich und sind dann befruchtungsfähig. Das gelegentliche Vorkommen von Samen bei der *„Unshu“*-Sippe beruht auf Befruchtung durch normale Pollenkörner anderer Sippen. Die erste Teilung der Eizelle erfolgt drei bis vier Wochen nach der Befruchtung.

C. spec. bildet nach Jönsson (1881) nur drei Makrosporen.

C. sinensis. Frost (1925) fand bei zwei Formen dieser Art die Haploidzahl 9.

C. maxima. Auch hier fand Frost (1925) als Haploidzahl 9. Wahrscheinlich trifft diese Haploidzahl für die ganze Gattung zu.

Ruta graveolens zeigt nach Schürhoff (1924) in der Pollenentwicklung keine Besonderheiten. Ein Tapetenperiplasmodium wird nicht gebildet. Es erscheint möglich, daß das reife Pollenkorn drei Kerne besitzt. Die Embryosackentwicklung folgt ganz dem Normaltypus. Polyembryonie wurde nicht beobachtet. Die Endospermbildung ist nuklear.

Agathosma lanceolata (L.) Engl. hat nach Schürhoff (1924) dreikernige Pollenkörner. Die Entwicklung des Embryosacks erfolgt nach dem Normaltypus. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

A. apiculatum C. F. W. Meyer gleicht nach Schürhoff (1924) völlig der vorher beschriebenen.

Coleonema album Bartl. Nach Untersuchung von Schürhoff (1924) geht die Pollenentwicklung in normaler Weise vor sich. Ob die Pollenkörner zwei oder drei Kerne enthalten, konnte nicht entschieden werden. Die

Embryosackentwicklung bietet nichts Außergewöhnliches. Befruchtung wurde beobachtet. Polyembryonie wurde nicht gefunden.

Ptelea trifoliata. Die Embryosackentwicklung verläuft nach Schürhoff (1924) normal. Das Archespor ist einzellig, von den vier Makrosporen entwickelt sich die innerste zum achtkernigen Embryosack. Die Endospermbildung findet nach dem nuklearen Typus statt.

Familie Simarubaceae.

Pollen zweikernig, Archespor einzellig, Endospermbildung nuklear.

Ailanthus glandulosa wurde von Schürhoff (1924) untersucht. Die untersuchten Individuen waren diözisch. Die reifen Pollen der männlichen Exemplare zeigen nur zwei Kerne. Die sogenannten „zwittrigen" Individuen zeigten in den Antheren keine Archesporentwicklung. Die weibliche Haploidgeneration ist völlig normal, das Archespor ist einzellig, der Embryosack achtkernig. Die Endospermbildung ist nuklear.

Familie Malpighiaceae.

Die Pollenkörner sind zweikernig. Das Archespor ist einzellig. Der Embryosack entwickelt sich nach dem „*Lilium*-Typus" und ist 16kernig.

Aspicarpa longipes A. Gr., *A. hirtella* und *A. lanata.* Nach Annahme von Ritzerow (1907) soll Adventivembryobildung vorliegen, da keine normal ausgebildeten Pollenkörner beobachtet wurden und keine Spur von Pollenschläuchen zu sehen war. Die Embryonen waren auffallend weit von der Mikropyle entfernt inseriert. Die Untersuchungen wurden jedoch nur an Herbarmaterial angestellt. Wahrscheinlich handelt es sich um 16kernige unbefruchtete Embryosäcke.

Malpighia coccifera L. wurde von Schürhoff (1924) untersucht. Die reifen Pollenkörner sind zweikernig, gelegentlich wurden anscheinend dreikernige gefunden. Die weibliche Haploidgeneration besitzt ein einzelliges Archespor. Die Embryosackmutterzelle bildet keine Tetraden, sondern die Tochterkerne werden zum Aufbau des Embryosacks mitverwendet. Es liegt hier also der sogenannte „*Lilium*-Typus" der Embryosackbildung vor. Im vierkernigen Embryosack sind die Kerne kreuzweise angeordnet. Der reife Embryosack besitzt 16 Kerne.

M. urens L. Diese Art wurde ebenfalls von Schürhoff (1924) untersucht. Die reifen Pollenkörner sind immer zweikernig. Die Entwicklung der weiblichen Haploidgeneration stimmt mit der von *M. coccifera* völlig überein. Der reife Embryosack ist 16kernig mit kreuzweiser Anordnung der Tetradengruppen.

Bunchosia nitida (Jacq.) Buchn. Nach Schürhoff (1924) sind die reifen Pollenkörner zweikernig. In der weiblichen Haploidgeneration verhält sich *Bunchosia* wie *Malpighia.*

Familie Polygalaceae.

Pollen dreikernig. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Endospermbildung nuklear.

Polygala vulgaris. Nach den Untersuchungen von Schürhoff (1924) sind die Pollenkörner dreikernig. Es ist ein einzelliges Archespor vorhanden. Aus der Embryosackmutterzelle entwickeln sich vier Makrosporen, von denen die unterste zum achtkernigen Embryosack wird. Der reife

Embryosack zeichnet sich durch seine gut entwickelten Antipoden aus. Sie bleiben in diesem Zustand auch noch längere Zeit nach der Befruchtung erhalten, während die Endospermbildung schon in vollem Gange ist. Das Endosperm ist nuklear angelegt, eine frühzeitige Zellteilung wie bei *Linum* findet nicht statt. Der Embryo besitzt einen kleinen Suspensor, doch findet keine Haustorienbildung statt.

P. myrtifolia wurde ebenfalls von Schürhoff (1924) untersucht. Die reifen Pollenkörner sind dreikernig. Die Synergiden besitzen einen gut entwickelten Fadenapparat. Die Antipoden bleiben nach der Befruchtung erhalten. Sie zeigen in ihrer Kernstruktur die gleichen Eigentümlichkeiten wie *P. vulgaris*. Das Archespor ist einzellig, und die unterste Maskrospore bildet den Embryosack.

P. Chamaebuxus. In einigen Antheren hatten sich die Wände der Pollenmutterzellen aufgelöst, so daß der ganze Komplex ein vielkerniges Plasmodium bildete (Jauch 1918). Es ist eine einzige Embryosackmutterzelle vorhanden, die mehrere (drei?) Makrosporen bildet, von denen die innerste zum Embryosack wird. Der Embryosack ist völlig normal, die Antipoden bleiben auch noch eine Zeitlang nach der Befruchtung erhalten. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

P. venenosa. Embryosackentwicklung wie bei *P. Chamaebuxus* (Jauch 1918).

Epirrhizanthes. Für *E. cylindrica* gibt Schadowski (1911) die haploide Chromosomenzahl 11, für *E. elongata* Wirz (1910) 24 an.

Während Reiser die Entwicklung des Embryosackes aus der oberen Tetradenzelle behauptet, halten Wirz (1910) und Schadowski (1911) daran fest, daß der Embryosack sich aus der unteren Zelle der Tetradengruppe bildet. Während Wirz für die beiden genannten Arten Befruchtung annimmt, glaubt Schadowski, daß bei *E. cylindrica* sowohl Apogamie als auch Befruchtung stattfinden kann. Nach Wirz verschmelzen die Polkerne vor dem Eindringen des Pollenschlauches. Die Antipoden degenerieren frühzeitig. Die Pollenkörner keimen schon innerhalb der Säcke, durch den introrsen Längsriß entsenden sie die Pollenschläuche zur Narbe (also Autogamie). Der generative Kern teilt sich erst im Pollenschlauch. Die Endospermbildung findet durch freie Kern- und nachfolgende simultane Zellwandbildung statt.

Salomonia biflora. Cardiff (1906) glaubte ein pflanzliches Heterochromosom entdeckt zu haben. Es handelt sich jedoch hier um eine hermaphrodite Pflanze, und Cardiff hat es selbst nicht versucht, das Gebilde, das als unpaares, ungeteiltes Chromosom nach dem einen Pol der Reduktionsspindel wandert, in Beziehung zur Geschlechtsbestimmung zu bringen.

Familie Euphorbiaceae.

Der Pollenschlauch dringt durch die Chalaza zum Embryosack vor. Die Pollen sind bei *Euphorbia* stets dreikernig, bei anderen Arten zwei- oder dreikernig. Das Archespor ist vielzellig oder einzellig. Der Embryosack ist acht- oder sechzehnkernig, bei sechzehnkernigen Embryosäcken findet sich ein vielzelliges Archespor und „*Lilium*-Typus“. Das Endosperm ist fast stets nuklear, in einigen Fällen scheint noch ein Basalapparat gebildet zu werden.

Das äußere Integument entwickelt sich vor dem inneren und wird bei den meisten *Euphorbiaceen* als sogenannte *Caruncula* ausgebildet.

Aus der Plazenta wächst ferner ein Obturatorgewebe gegen die Mikropyle hin vor und dringt in die Mikropyle bis zum Nuzellus vor. Dieser Obturator dient zur Leitung der Pollenschläuche, die auf diese Weise unmittelbar auf die Spitze des Nuzellus geleitet werden. Der Pollenschlauch wächst dann durch den Nuzellus zum Eiapparat.

Nach der Befruchtung schrumpft der Obturator ein.

Der Obturator wird ursprünglich zweiteilig angelegt, später erst wird der Eindruck hervorgerufen, als handle es sich um ein einheitlich angelegtes Organ (Schweiger 1905). Häufig ist auch die Nuzellusspitze zugespitzt oder lang ausgezogen und dringt dann weit aus der Mikropyle hervor; sie legt sich dem Obturator an (Schweiger 1905).

Die *Euphorbiaceen* zeichnen sich durch vielkernige Zellen in den Gefäßanlagen aus. So studierte Smolák (1904) die Verhältnisse im Plerom der Wurzelspitzen, und von Němec (1910) wurden diese Untersuchungen besonders an *Ricinus communis* und *R. borboniensis* wieder aufgenommen. Ferner besitzen die *Euphorbiaceen* in ihren Milchröhren normalerweise mehrkernige Zellen, deren Mehrkernigkeit nach Treub (1880) und Němec (1910) auf mitotischem Wege zustande kommt.

Mercurialis annua. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes schildert Jönsson (1881).

Nach Strasburger (1909) finden sich an weiblichen Stöcken von *Mercurialis annua* stets einige kleine männliche Blüten, die bei separierten Pflanzen die Bestäubung vornehmen. Die Nachkommenschaft dieser Selbstbefruchtung ergibt fast ausschließlich weibliche Stöcke, während bei Kreuzungen etwa die Hälfte männlich ist. Die haploide Zahl der Chromosomen gibt Strasburger hier mit sieben an. Während des Ruhezustandes des Kerns konnte er 7—14 Prochromosomen unterscheiden; es kann also ein mehr oder weniger vollständiges Zusammenlegen der homologen Chromatinzentren erfolgen. Die Embryosackmutterzelle bildet zwei Tochterzellen, von denen sich aber nur die untere weiter teilt. Die innerste dieser drei Zellen entwickelt sich zum normalen Embryosack. Wird eine Samenanlage nicht befruchtet, so vergrößert sich ihr Embryosack ein wenig, und in den Synergiden tritt der Fadenapparat etwas deutlicher auf. Der sekundäre Embryosackkern schwillt an und wird trübe, die Antipoden degenerieren. Schließlich geht die ganze Samenanlage zugrunde.

Bei der Untersuchung über geschlechtsbestimmende Ursachen stellte Strasburger (1910) die haploide Chromosomenzahl acht für *Mercurialis annua* fest. Die Genini sind klein, immerhin ist ein Größenunterschied zwischen ihnen festzustellen: vier sind größer, vier sind kleiner.

Malte (1910) gibt als Haploidzahl sechs an. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, Apogamie findet nicht statt, sondern die Entwicklung von Samen an weiblichen isolierten Stöcken ist auf akzessorische männliche Blüten zurückzuführen, die eine Befruchtung vermitteln, was an der Zahl der Prochromosomen der Endospermkerne ersichtlich ist.

Yampolsky (1925) stellte fest, daß die Haploidzahl, wie schon Strasburger angegeben hatte, acht ist; die Chromosomen sind ungleich groß, doch finden sich keine Differenzen bezüglich der Geschlechtsverteilung.

M. perennis. Die reifen Pollen zeigen nach Schürhoff (1924) nur zwei Kerne.

Alchornea ilicifolia (= *Caelebogyne ilicifolia*). Es findet sich Polyembryonie infolge Nuzellarsprossung. Die Endospermbildung kann hier nach Strasburger (1878) ohne Befruchtung zustande kommen.

Pedilanthus titymaloides. Der chalazale Kern führt nach Arnoldi (1912) im zweikernigen Embryosack anscheinend nur eine Teilung mehr aus, so daß sechs Kerne entstehen. Die chalazalen Kerne degenerieren vollständig, so daß außer dem Eiapparat nur die beiden Polkerne vorhanden bleiben.

P. ramosissimus. Die Samenanlage enthält nach Markowski (1912) nur eine einzige Archesporzelle, die Tetradenteilung ist nicht vollständig. Antipoden wurden nicht beobachtet. Der Unterdrückung des Antipodialendes wird phylogenetische Bedeutung zugemessen.

Ceramanthus bildet nach Arnoldi (1912) vier Makrosporen, von denen sich die unterste durch zweimalige Kernteilung zu einem vierkernigen Embryosack entwickelt, der aus dem Eiapparat und einem Polkern besteht.

Acalypha bildet nach Arnoldi (1912) einen 16kernigen Embryosack aus.

Ricinus communis (= *zanzibariensis*) besitzt nach Němec (1910) 20 Chromosomen in der diploiden Generation, was von Suessenguth (1921) bestätigt wird.

Hevea brasiliensis. Heusser (1919) gibt als Diploidzahl 16 an.

Glochidion. Nach Arnoldi (1912) bildet sich ein achtkerniger Embryosack, aber die drei Antipoden sterben bald ab.

Trigonostemon. Es wird ein achtkerniger Embryosack gebildet, die Antipoden degenerieren bald (Arnoldi 1912).

Codiaeum. Nach Arnoldi (1912) entwickelt sich die unterste der vier Makrosporen zum Embryosack. Ihr Kern teilt sich nur zweimal und bildet so einen vierkernigen Embryosack, bestehend aus dem Eiapparat und einem Polkern. Doch kommt auch die normale dritte Teilung im Embryosack gelegentlich vor.

Mannihot dichotoma Ule besitzt nach Schürhoff (1924) außerordentlich große Pollenkörner. Ein Periplasmodium wird nicht gebildet. Das reife Pollenkorn enthält drei Kerne, die beiden generativen Kerne zeigen ein gut hervortretendes Kernkörperchen. Die Embryosackbildung zeigt nichts Abnormes. Das Archespor ist einzellig. Die chalazale Makrospore wird zum achtkernigen Embryosack, dessen Antipoden bald degenerieren. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

Euphorbia. Nach den Untersuchungen von Modilewski (1910) entsteht in jungen Samenanlagen von *Euphorbia procera* ein vielzelliges Archespor. Die Archesporzellen teilen sich in Schichtzellen und Embryosackmutterzellen. In allen Embryosackmutterzellen entstehen vier Kerne ohne nachfolgende Zellteilung. Eine von den vierkernigen Embryosackmutterzellen entwickelt sich zu einem reifen 16kernigen Embryosack, während die übrigen degenerieren. Mit dem Wachstum des jungen Embryos geht eine sehr primitive Haustorienbildung Hand in Hand. Es vergrößern sich einzelne der noch freien Endospermkerne, die in sehr dichtes Plasma eingebettet sind; sie verändern dabei ihre Form, zeigen erhöhte Färbbarkeit und erhalten eine Gestalt, die sie den Kernen in Haustorienzellen ähnlich macht. Die Haploidzahl ist etwa 8.

Euph. procera wurde ferner von Schürhoff (1924) untersucht. Er kann

die Ergebnisse von Modilewski in jeder Weise bestätigen. Das Archespor ist vielzellig. Die Embryosackmutterzellen, deren Zahl fast immer größer als fünf ist, liegen in Reihen nebeneinander. Der reife Embryosack ist 16kernig. Der sekundäre Embryosackkern wird aus vier Kernen gebildet. Bei der Befruchtung wird von den vier Zellentriaden stets nur die Eizelle befruchtet. Die Endospermbildung verläuft in der von Modilewski ausführlich geschilderten Weise. Die Pollenentwicklung zeigt zunächst, daß die Tapetenzellen sehr lange erhalten bleiben. Wenn die Pollenkörner einkernig sind, beginnt ein Hereinwachsen der Tapetenzellen in das Antherenfach. Ein typisches Periplasmodium wird zwar nicht gebildet, denn die Tapetenzellen bewahren ihre Selbständigkeit, doch ist in dem Verhalten der Tapetenzellen sicherlich eine Zwischenstufe zu den typischen Periplasmodien zu sehen. Die reifen Pollenkörner sind dreikernig.

Ferner wurde die Entwicklungsgeschichte folgender Arten von Modilewski genauer verfolgt: *Euph. Lathyris*, *Euph. salicifolia*, *Euph. globosa*, *Euph. meloformis*, *Euph. Cyparissias*, *Euph. coralloides*, *Euph. variegata*, *Euph. helioscopia*, *Euph. gerardiana*, *Euph. Ipecacuanha*, *Euph. heterophylla*, *Ricinus communis*, *Phyllanthus angustifolius*, *Securinega ramiflora*, *Croton ciliato-glanduliferum*.

Bei allen erwähnten Arten entsteht in jungen Samenanlagen nur eine einzige Archesporzelle; sie teilt sich in die Schichtzelle und die Embryosackmutterzelle, hieraus bilden sich vier Tochterzellen (bei *Euph. meloformis* nur drei). Die innerste Zelle entwickelt sich zum Embryosack. Es entsteht ein normaler reifer achtkerniger Embryosack. Im Gegensatz zu *Euph. procera*, bei der die drei Antipoden deutliche Zellen vorstellen und oft dem Eiapparat ähnlich sind, sind die Antipoden der anderen *Euphorbiaceen* ziemlich klein und zeigen sehr oft keine deutlichen Zellumrisse. Eine Ausnahme bildet nur *Euph. Lathyris*, bei welcher die mittlere Antipode größer ist und an die Eizelle erinnert. Besonders auffallend klein ist der Embryosack bei *Croton ciliato-glanduliferum*.

Die Embryobildung und die Endospermbildung verlaufen in typischer Weise.

Später fand Modilewski (1911) fast die gleichen Verhältnisse wie bei *Euph. procera* auch bei *Euph. palustris*.

In jüngeren Samenanlagen beobachtet man 5—7 Embryosackmutterzellen. Während bei *Euph. procera* die Embryosackmutterzellen ziemlich regelmäßig angeordnet sind, sind sie bei *Euph. palustris* nicht so symmetrisch gelagert. Durch zweimalige Teilung entstehen vierkernige Embryosackmutterzellen. Sobald sich einer der Embryosäcke etwas mehr in die Länge gestreckt hat, ordnen sich seine vier Kerne kreuzweise, und von diesem Augenblicke an entwickelt er sich anstandslos weiter und verdrängt die übrigen Embryosackmutterzellen. Die 16 Kerne des reifen Embryosackes ordnen sich in vier Gruppen an. Die obere Kerntetrade gibt die Anlage zu den Eizellen und zu den beiden Synergiden, die untere zu den drei Antipoden, die beiden seitlichen zu zwei Zellentriaden. Die übrigen vier Kerne, je einer in jeder Gruppe, wandern nach der Mitte des Embryosackes, wo sie vier Polkerne bilden, sie lagern dicht aneinandergedrängt, ohne vor der Befruchtung zu verschmelzen. Nach der Befruchtung entsteht ein einziger Embryo, und zwar stets aus der echten Eizelle.

Die Angabe von Dessiatoff (1911), daß auch *Euph. virgata* einen 16kernigen Embryosack habe, konnte von Modilewski nicht bestätigt

werden. Vielleicht handelt es sich bei Dessiatoff um eine falsche Bestimmung.

Für *Euph. platyphylla* L. und *Euph. helioscopia* L. ist das gelegentliche Auftreten von Polyembryonie bekannt. Diese Bildungen ließen sich auf abnorme Weiterentwicklung einer Synergide zurückführen.

Euph. platyphylla hat nach Donati (1913) stets 4—5 Antipoden.

Bei *Euph. platyphylla* fand Schürhoff (1924) ein einzelliges Archespor. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, von denen die unterste einen normalen achtkernigen Embryosack entwickelt. Die Angabe von Donati, daß regelmäßig mehrere Antipoden gebildet würden, konnte dieser Autor nicht bestätigen. Die Antipoden unterscheiden sich kaum vom Nuzellusgewebe, worauf schon Modilewski aufmerksam gemacht hat, außerdem degenerieren sie bald. Die Endospermentwicklung findet nach dem nuklearen Typus statt, Haustorien werden nicht gebildet. Auch sind die chalazalen Endospermkerne keineswegs größer als die an der Mikropyle. Der Embryo bildet kein Suspensorhaustorium aus.

Euph. helioscopia hat nach Němec (1910) 12 Chromosomen in der diploiden Generation.

Euph. dulcis Jacq. Hegelmaier (1901 und 1903) fand Polyembryonie. Ein Drittel war normal, während die übrigen zwei bis neun, regelmäßig oder unregelmäßig entwickelte Embryonen aufwiesen. Nur der aus der Eizelle hervorgehende erschien normal und besaß einen vierzelligen, fadenförmigen Suspensor. Die übrigen Keime entstehen adventiv und sind entweder nuzellare Aussprossungen oder gehen aus den Synergiden hervor. Hegelmaier fand nie im Nuzellusscheitel einen Pollenschlauch, ferner zeigte die männliche haploide Generation erhebliche Reduktion, die meisten Pollenkörner waren schlecht ausgebildet. Befruchtung scheint wenigstens für die Adventivembryonen nicht notwendig zu sein. Ob sich aus der Eizelle ohne Befruchtung ein Embryo entwickelt, konnte nicht festgestellt werden.

Hegelmaier glaubt daher, daß diese *Euphorbia*-Art, wenn nicht wirklich apogam geworden, sich auf dem Wege zu dieser Entwicklung befindet. Genauere zytologische Untersuchungen, besonders in bezug auf Reduktionsteilung, liegen nicht vor.

Euph. segetalis L. Der reife Embryosack ist nach Bohn (1925) achtkernig. Zwei Antipodenzellen liegen an der Basis des Embryosackes nebeneinander, die dritte liegt darüber.

Euph. cyparissias L. wie *Euph. segetalis* L. (Bohn 1925).

Euph. Gerardiana J. wie *Euph. segetalis* L. (Bohn 1925).

Euph. lucida. Es wurden meistens 2—3 Embryosackmutterzellen beobachtet (Bohn 1925).

Euph. corollata. Lyon (1898) beschreibt das Herauswachsen von Nuzellargewebe aus der Mikropyle. Die Zellen sind größer und lockerer als das umgebende Gewebe. Die Synergiden sind sehr langgestreckt; die Antipoden degenerieren sehr frühzeitig. In einigen Fällen wurden statt Pollentetraden fünf und sechs Pollenkörner gefunden.

Euph. spinosa. Einmal wurden zwei Embryosackmutterzellen beobachtet. Obschon sich bei *Euph. Peplus* gewöhnlich die innerste Makrospore zum Embryosack entwickelt, sah Donati (1913) dies zweimal bei der oberen.

Euphorbia (= *Poinsettia*) *pulcherrima* R. Gr. Von Donati (1912) wurde das gelegentliche Vorkommen von 16 Kernen im Embryosack beschrieben. Carano (1915) gibt die Haploidzahl 10 an.

Euph. Presslii. Eine Embryosackmutterzelle, vier Makrosporen, achtkerniger Embryosack. Endosperm nuklear (Weniger 1917).

Euph. splendens. Wie *Presslii*, gelegentlich Vermehrung von einigen antipodialen Kernen. Haploidzahl 12 (Weniger 1917).

Euph. nicaeensis stimmt nach Schürhoff (1924) vollkommen mit dem Normaltypus der *Euphorbien* überein. Es finden sich demgemäß dreikernige Pollenkörner vor, und die weibliche Haploidgeneration ist durch ein einzelliges Archespor, vier Makrosporen, deren unterste zum achtkernigen Embryosack wird, und durch ein nuklear angelegtes Endosperm gekennzeichnet.

Euph. aphylla besitzt nach Schürhoff (1924) gleichfalls dreikernige Pollenkörner und einen normalen achtkernigen Embryosack.

Familie Callitrichaceae.

Die Familie besitzt dreikernige Pollenkörner. Auf Grund der Samenentwicklung (ein Integument, Fehlen der Schichtzelle, Resorption des ganzen Nuzellus durch den reifen Embryosack, zellulares Endosperm mit mikropylaren und chalazalen Haustorien) tritt Jörgensen (1923, 1926) für eine Einreihung unter die *Sympetalen* ein. Schürhoff (1926) ist gleichfalls dieser Meinung und stellt sie wegen der „*Labiaten*-Drüsenschuppen" und des gynobasischen Griffels in die nächste Nähe der *Labiaten.*

Callitriche verna besitzt nach Strasburger (1884) dreikernige Pollenkörner. Nach Winge (1917) bildet sich bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen eine Art von Heterochromosomen, die indessen mit denen im Tierreich nicht homolog sind.

Die Endospermentwicklung erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Ausführliche Untersuchungen liegen von Jörgensen (1923) vor.

Von dem Subgenus *Pseudocallitriche* wurden untersucht *C. autumnalis* mit der Haploidzahl drei.

Bei dem Subgenus *Eucallitriche* ist die Kardinalzahl fünf. *C. stagnalis* kommt in zwei verschiedenen Typen vor, einesteils mit der Haploidzahl fünf, andernteils mit der Haploidzahl 10. *C. verna* L. hat die Haploidzahl 10, *C. hamulata* 19.

Die Embryosackentwicklung ist normal; keine Deckzelle, eine Embryosackmutterzelle, vier Makrosporen, die innerste zum achtkernigen Embryosack. Endosperm zellular, großes mikropylares Endospermhaustorium. Die basalen Zellen des Endosperms, mit viel Plasma gefüllt, sind ebenfalls als Haustorium anzusehen.

Es werden ferner Bastarde untersucht, die (2 x + x) die Diploidzahl 15 besaßen. Verschiedene Unregelmäßigkeiten bei den Reduktionsteilungen dieser Bastarde werden beschrieben, z. B. Bildung von Kleinkernen, Entstehung von sechs und acht Pollen aus einer Pollenmutterzelle.

Die Untersuchungen von Schürhoff (1924) an *C. verna* ergaben, daß ein Tapetenperiplasmodium in den Antherenfächern nicht gebildet wird. Die reifen Pollenkörner zeigen drei Kerne. Die Entwicklung des Embryosacks erfolgt auf typische Weise. Es wird nur ein einzelliges Archespor angelegt. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen,

von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack wird. Das Endosperm wird von Anfang an zellular angelegt. Samuelssen gab an, daß die an der Mikropyle liegenden Endospermzellen etwas größer als die übrigen sind. Schürhoff (1924) sah die in die Mikropyle hineinwachsenden Haustorien, hielt sie aber irrtümlicherweise für Suspensorhaustorien. Bei einer Nachuntersuchung (1926) schloß er sich den Angaben Jörgensens an. Diese Kennzeichen sprechen unbedingt dafür, daß die *Callitrichae* zu den *Sympetalen* gehören. Der Bau des Fruchtknotens entspricht völlig dem der *Labiaten*, auch die Drüsenschuppen sprechen für eine nahe Verwandtschaft mit dieser Familie. Durch den Bau des Fruchtknotens und die Endospermentwicklung unterscheiden sich die *Callitrichae* von den *Verbenaceen*.

23. Reihe Sapindales (Celastrales).

In dieser Reihe sind Familien vereinigt, die zytologisch sich sehr verschieden verhalten. So finden wir teils ein Integument, teils zwei; bei *Aesculus* ein vielzelliges Archespor; Haustorien bei den *Empetraceae* und *Balsaminaceae;* Antipodenvermehrung bei den *Stackhousiaceae;* Aporogamie bei *Rhus*, *Acer* sowie den *Stackhousiaceae;* Endospermbildung durch sukzessive Zellteilung bei den *Buxaceae*, *Empetraceae* und *Aquifoliaceae;* Endospermbildung durch freie Kern- und Zellteilung bei den *Staphylaceae;* Tetradenpollen bei den *Empetraceae*. Eine genaue zytologische Durcharbeitung dieser Reihe brächte wahrscheinlich größere Klarheit in die systematische Stellung der einzelnen Familien dieser Reihe. Die *Empetraceae* gehören zytologisch ohne jeden Zweifel gar nicht hierher und sind den *Ericales* anzugliedern. Wahrscheinlich sind auch die *Limnanthaceen* zu den *Sympetalen* zu rechnen.

Familie Buxaceae.

Das Endosperm wird nach dem zellularen Typus gebildet.

Buxus arborescens. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes wird von Jönsson (1881) gegeben.

B. sempervirens. Das Endosperm wird nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung gebildet.

Sarcococca ruscifolia Stapf. Nuzellarembryonie. Die Hälfte aller Samen hat meist zwei bis zu sieben Embryonen (Orr 1923).

Familie Empetraceae.

Die Pollen bleiben zu Tetraden verbunden, Archespor einzellig, Endosperm zellular mit mikropylaren und chalazalen Haustorien. 1 Integument, keine Schichtzelle, also unitegminater, tenuinuzellater Typus.

Empetrum nigrum. Die Pollenkörner der *Empetraceen* bleiben zu Tetraden verbunden.

Bei der heterotypischen Teilung der Pollenmutterzelle von *Empetrum nigrum* zählte Samuelsson (1913) etwa 30 sehr kleine Chromosomen, während er bei der Teilung der Embryosackmutterzelle nur sieben oder wahrscheinlicher acht Chromosomen gefunden zu haben glaubte (eine Angabe, die er jedoch später durch Winge (1917) widerrufen ließ). Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, deren innerste zum Embryosack wird. Die Polkerne verschmelzen bald nach ihrer Bildung.

Das Endosperm bildet zuerst eine axile Reihe von vier Zellen. Dann entstehen im Endosperm auch Längswände.

Es bildet sich sowohl an der Mikropyle als auch an der Chalaza ein großes Haustorium. Die Haustorien sind anfangs mehrzellig, später verschwinden aber die Zellbegrenzungen größtenteils. Die völlig entwickelten Haustorien sind somit mehrkernig. Ihre Kerne teilen sich auch, wahrscheinlich amitotisch (oder Kernverschmelzung?). Man findet große hypertrophierte Kerne mit kleinen (bisweilen in erheblicher Menge) zusammen. Später treten in den Haustorien Zellulosebalken auf.

Samuelsson tritt auf Grund seiner Befunde für einen engen Anschluß der *Empetraceae* an die *Bicornes* (*Ericales*) ein, die auch von anderen Autoren befürwortet wird. Ich selbst würde mich ebenfalls hierfür entscheiden, doch habe ich die *Empetraceen* an dieser Stelle angeführt, um nicht von der Aufzählung im Syllabus abzuweichen.

Familie Coriariaceae.

Coriaria. Von Grimm (1912) werden einige fragmentarische Angaben über *C. myrtifolia* und *C. terminalis* gemacht. Die Anzahl der Chromosomen ist sehr hoch, wahrscheinlich ist etwa 40 die haploide Chromosomenzahl. Die Embryosackentwicklung ist normal. Bei der Befruchtung verschmilzt der zweite Spermakern mit dem einen Polkern, dem sich dann auch der zweite Polkern vereinigt. Vielleicht ist Chalazogamie vorhanden.

Familie Limnanthaceae.

Ein Integument, tenuinuzellate Samenanlage, mehrere Archesporzellen, keine Schichtzellen. Nur eine Makrospore. Die *Limnanthaceen* gehören also zu den unitegminaten, tenuinuzellaten Pflanzen und dürften daher den „*Sympetalen*“ zuzurechnen sein. Möglicherweise gehören sie nach Stenar (1925) in die Nähe der *Sapotaceae*, mit denen sie z. B. auch den verästelten Gefäßbündelverlauf im Integument gemeinsam haben.

Limnanthes Douglasii. Es wird nach Stenar (1925) ein vielzelliges Archespor gebildet, jedoch wird nur eine Archesporzelle, und zwar ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle. Der Nuzellus ist sehr klein, wenigstens die oberen zwei Drittel werden von der Embryosackmutterzelle eingenommen. Die Samenanlage ist also tenuinuzellat. Die Haploidzahl beträgt fünf. Der Embryosack entwickelt sich nach dem *Lilium*-Typus. Die drei Antipodenkerne gehen schnell zugrunde. Ein Tapetum wird nicht gebildet. Der Embryo besitzt einen sehr langen Suspensor; das Endosperm ist nuklear und bleibt auch nuklear, worauf bereits Guignard (1893) hinwies.

Die Tetradenbildung der Pollenkörner folgt dem simultanen Typus. Das reife Pollenkorn ist zweikernig. Ein Periplasmodium wird nicht gebildet.

Familie Anacardiaceae.

Chalazogamie.

Mangifera indica. Strasburger (1878) berichtet über Polyembryonie, wobei er gleichlautende ältere Angaben von Schacht bestätigen konnte.

Rhus toxicodendron besitzt nach Grimm (1912) in der Samenanlage des Ovarrudimentes der männlichen Blüte einen vollständigen Embryosack

mit Eiapparat, Zentralkern und Antipoden. Hieraus läßt sich schließen, daß die Diözie bei dieser Pflanze eine phylogenetisch junge Errungenschaft darstellt.

Die Pollenentwicklung verläuft normal, die Zahl der Chromosomen beträgt haploid 15.

Die Embryosackentwicklung in den männlichen Blüten geht in typischer Weise vonstatten. Die Entwicklung von Fruchtknoten, Samenanlage und Embryosack der weiblichen Blüten ist dieselbe wie die der betreffenden Organe der männlichen. Die drei Fruchtblätter bilden durch ihre Einfaltung je ein leitendes Gewebe aus, doch kommuniziert nur das Leitgewebe des fruchtbaren Karpids mit der Ovarhöhle. Die Mikropyle ist offen. Es findet Chalazogamie statt. Der Pollenschlauch folgt dem Leitgewebe, wächst quer über den Spalt, der die Fruchtknotenwand von der Samenanlage trennt, steigt in das Gefäßbündel des Funikulus, in dem er bis zur Chalaza vordringt, wächst parallel dem Embryosack im Nuzellus und gelangt zum Eiapparat von der Seite aus oder nach einem Umweg im Nuzellusscheitel. Die Befruchtungserscheinungen sind normal.

Rh. typhina und *Rh. glabra.* Hier findet gleichfalls Chalazogamie statt; wenn die Bestäubung unterbleibt, tritt Parthenokarpie an Stelle der normalen Fruchtbildung. *Rhus* zeigt demnach, daß wahrscheinlich die Chalazogamie wenigstens in bestimmten Fällen anscheinend eine abgeleitete Erscheinung ist.

Familie Aquifoliaceae.

Archespor einzellig, Endosperm zellular, krassinuzellater Typus.

Ilex aquifolia besitzt nach Schürhoffs (1921) Untersuchungen ein einzelliges Archespor, welches eine Deckzelle abgibt. Die innerste der vier Makrosporen wird zum normalen Embryosack. Der Pollenschlauch wächst porogam. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Der Nuzellus wird durch den Embryosack nur zur Hälfte verdrängt. Also krassinuzellater Typus. Die Samenanlagen besitzen nur ein Integument. Die Antipoden sind wenig entwickelt und degenerieren bald. Die reifen Pollenkörner sind zweikernig.

Familie Celastraceae.

Endospermbildung nuklear (Hofmeister 1858). Nuzellarembryonie.

Bei *Evonymus latifolius* L. tritt, wie schon seit 1807 bekannt war, Polyembryonie auf. Nach Strasburger (1878) entwickelt sich das Ei, trotz erfolgter Befruchtung, nur selten zum Keime. Es dringen vielmehr benachbarte Nuzellarzellen alsbald in das Innere des Embryosackes ein und bilden sich hier zu Adventivkeimen aus. Dies geschieht erst ziemlich spät, nachdem das Ei zuvor das Vielfache seines früheren Volumens erreicht hat und die Endospermbildung im Umkreis des Embryosackes beginnt. Meist wird zur adventiven Keimanlage nur eine Nuzellarzelle vorgewölbt, so daß die Anlage nicht anders als wie ein aus dem Ei hervorgegangener Keim inseriert erscheint, oder aber die adventive Bildung beginnt mit einem größeren Zellkomplexe.

Die Entwicklung des typischen Embryosackes aus der untersten der vier Makrosporen schildert Jönsson (1881).

E. europaeus. Über die Entstehung der Polyembryonie berichtet Bally (1916). Die Embryosäcke degenerieren; die Wände der anliegenden Nuzelluszellen lösen sich auf, und ihr Inhalt wandert in den Hohlraum und bildet hier eine an den endospermatischen Wandbelag erinnernde Schicht, dann bilden sich Zellwände und es entsteht ein homogenes Gewebe. Erst nach völliger Ausfüllung des Hohlraumes beginnt die Embryobildung. Ob eine Bestäubung zur Bildung der Nuzellarembryonen notwendig ist, konnte nicht ermittelt werden.

Familie Stackhousiaceae.

Antipodenvermehrung, vielleicht Basalapparat.

Stackhousia. Bei *Stackhousia* ist nach Billings (1901) die Mikropyle völlig zugewachsen. Er fand, daß die Kerne in der Antipodenregion nach dem 8-Kern-Stadium des Embryosackes ihre Teilungen fortsetzen. Den Beobachtungen nach zu schließen, teilen sich alle drei Antipoden mehr als einmal, aber nicht alle gleich oft. Die gewöhnliche Zahl von acht dürfte wohl dadurch zustande kommen, daß zwei sich einmal und eine sich zweimal teilt. Doch kommen auch 10, ja sogar 15 Zellen vor. Nach den Figuren dürfte es sich nicht um Kernteilung nach vollzogener Zellteilung in der Antipodenregion handeln, sondern um Teilung freier Kerne.

Familie Staphyleaceae.

Endosperm nuklear, zwei Integumente.

Staphylea trifoliata L. Mottier (1914) gibt etwa 36 haploide Chromosomen an. Nach Riddle (1905) wird die innerste der vier Makrosporen zum Embryosack. Die Antipoden sitzen in einer Tasche und degenerieren bald.

St. pinnata. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Jönsson (1881). Strasburger (1880) gibt für das Endosperm von *St. pinnata* Kernverschmelzungen an. Die Endospermbildung erfolgt durch freie Zellbildung, letzteres wird auch von Guérin (1901c) angegeben. Die Haploidzahl ist 12 (Winge 1917).

Familie Aceraceae.

Aporogamie, zwei Integumente.

Acer Negundo L. Hier führt nach Rößler (1911) ein ausgebildetes leitendes Gewebe, aus Papillen bestehend, bis fast zur Mikropyle. Die Papillen färben sich außerordentlich stark, was wohl einem von ihnen ausgeschiedenen Sekrete zuzuschreiben ist.

Man trifft den Pollenschlauch im leitenden Gewebe zwischen den Papillen kriechend an. Anstatt aber nun den normalen Weg zur Mikropyle zu nehmen, dringt der Schlauch, von den Papillen des äußeren Integumentes kommend, schräg durch das innere Integument interzellular hindurch, verläuft dann in dem Zwischenraum zwischen Integument und Nuzellus und gelangt so auf die Oberfläche des Nuzellus. Hier angelangt, beschreibt er noch einen kurzen bogenförmigen Weg auf der Oberfläche des Nuzellus und dringt dann in diesen hinein dem Embryosack entgegen, zuweilen für kurze Strecken vom direkten Wege abweichend.

Der Grund dieses abweichenden Verhaltens ist nicht aufgeklärt. Könnte man annehmen, daß bei Pflanzen, die ein rein interzellulares Wachs-

tum des Schlauches zeigen, eine Unfähigkeit desselben vorliegt, in Höhlungen zu wachsen, so versagt diese Hypothese hier und in anderen Fällen, da ja der Pollenschlauch zum Teil in Höhlungen wächst.

Acer platanoides L. In allen vegetativen und reproduktiven Zellen sind Prochromosomen vorhanden, die sich in der Synapsis end to end kopulieren.

Die Individualität der Chromosomen bleibt auch in der Telophase und im ruhenden Kern bestehen. Darling (1923).

Darling (1909) glaubt, daß im ruhenden Kern alles Chromatin im Nukleolus enthalten sei. Bei der Reduktionsteilung sollen sich aus dem Spirem acht Chromosomen bilden und aus dem Nukleolus fünf, so daß der Kern des Pollenkorns 13 Chromosomen enthält. Die Chromosomen werden durch die allotypischen Teilungen gleichmäßig verteilt, aber bei der Rekonstruktion der Tochterkerne sollen zwei eine größere Menge Chromatin besitzen als die beiden anderen.

Die Chromosomenzahl beträgt nach Mottier (1914) etwa 12 für die haploide Generation. Mottier weist noch darauf hin, daß die Chromosomen nicht direkt aus dem Nukleolus hervorgehen, wie dies von Darling (1909) angegeben war.

Acer saccharinum. Nach Darling (1912) sind hier sowie bei *A. rubrum* und *A. platanoides* in den Pollenmutterzellen die einzelnen Phasen der heterotypischen und homöotypischen Teilung, die Lagerung der Chromosomen und die Spindelbildung im Leben zu verfolgen.

Acer platanoides C. Die Synapsis und Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen wird von Cardiff (1906) beschrieben. Er gibt als Haploidzahl etwa 11 an. Darling (1923) fand als Haploidzahl 13. Auch er beschreibt die allotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen.

Acer rubrum hat nach Mottier (1914) etwa 36 haploide Chromosomen. Die Embryosackentwicklung ist nach Mottier (1893) völlig normal; es werden drei Makrosporen gebildet. Die Antipoden sind sehr klein und gehen bald zugrunde.

Taylor (1920) gibt folgende Haploidzahlen an: *A. negundo* 13, *A. platanoides* 11, *A. saccharum* 13, *A. pseudoplatanus* 26, *A. saccharinum* 26, *A. rubrum* annähernd 72, 54 und 36.

Somatische Kerne der Wurzelspitzen zeigten folgende Diploidzahlen: *A. platanoides* 26, *A. pseudoplatanus* 52, *A. saccharinum* 52, einzelne Zellen aber mit der doppelten Zahl, *A. carpinifolium* 52, *A. rubrum* etwa 90.

A. rubrum scheint in tetraploiden, diploiden und Bastardformen beider vorzukommen.

Die Entwicklung des Embryosacks, die vor allem bei *A. rubrum* verfolgt wurde, geht in der Weise vor sich, daß drei Makrosporen gebildet werden, von denen die innerste den normalen achtkernigen Embryosack liefert. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Einmal fanden sich zwei Embryonen in einem Embryosack.

Familie Hippocastanaceae.

Archespor zum Teil vielzellig, Deckzellen, zwei Integumente; kein Periplasmodium, Pollen zweikernig (eigene Beobachtung).

Aesculus Hippocastanum. Jönsson (1881) schildert die Entwicklung mehrerer Embryosackmutterzellen zu Makrosporentetraden.

Familie Balsaminaceae.

Es sind zwei Integumente vorhanden. Eine Deckzelle wird nicht abgegeben. Der Embryosack besitzt ein Tapetum. Das mittlere Endosperm ist nuklear. Es wird ein großes mikropylares und ein kleines chalazales Haustorium gebildet.

Balsamine hortensis. Über die Entwicklung der Embryosackmutterzelle bringt Jönsson (1881) Angaben.

Impatiens tristata. Jönsson (1881) berichtet über die Entwicklung des Embryosacks.

Von Longo (1907 und 1909) werden Haustorien an der Mikropyle verschiedener *Impatiens*-Arten beschrieben. Vor allem bilden *Imp. amphorata* Edgew., *Imp. Balsamina* L., *Imp. Roylei* Walp., *Imp. Holstii* Engl. et Warb., *Imp. scabrida* D. C. und *Imp. parviflora* große Haustorien. Bei den allotypischen Teilungen der Embryosackmutterzelle wird nach der homöotypischen Teilung zwischen den beiden oberen Kernen keine Zellplatte angelegt, so daß drei Zellen entstehen, von denen die oberste zweikernig ist. Nach der Befruchtung bleibt die Eizelle zunächst ungeteilt, während sich der Endospermkern zu teilen beginnt. Bald beginnt eine der Endospermzellen in der Nähe des Eies sich zu differenzieren, sie verlängert sich, erreicht die Mikropyle, wächst durch die ganze Mikropyle hindurch und sendet dann zahlreiche Äste in das Gewebe des Funikulus hinein. Der Kern dieser Haustorienzelle vergrößert sich, so daß er oft die ganze Mikropyle ausfüllt, später nimmt er amöboide Form an. Er zeichnet sich durch zahlreiche Nukleolen aus.

Das Haustorium wächst aus der Mikropyle hinaus und sendet zahlreiche verzweigte Arme in den Funikulus hinein. Das Haustorium bleibt meistens einkernig. Außerdem findet sich noch ein kleineres Haustorium an der Chalaza.

Nach Jacobsson-Stiasny (1914) dürfte es sich hier jedoch nicht um Haustorien endospermalen Ursprungs handeln, sondern um Suspensorhaustorien, auch Palm (1925) ist dieser Ansicht.

Hervorzuheben ist ferner, daß das von der Plazenta kommende Gefäßbündel an der Basis des Funikulus aufhört und nicht bis zur Chalaza vordringt. Daher scheint die Ernährung von der Chalazaregion aus nicht ausreichend zu sein.

Der Nuzellus ist schon im reifen Embryosack völlig verdrängt. Die innere Wandung des inneren Integuments ist zu einem Embryosacktapetum ausgebildet, dessen innere Wand kutinisiert ist, so daß der Embryosack nur an der Mikropyle und an der Chalaza Nahrung aufnehmen kann.

Gegenüber der Ansicht von Jacobsson-Stiasny (1914) und Palm (1915), daß die Mikropylhaustorien sich aus dem Suspensor entwickelten, ist von Ottley (1918) ebenfalls der endospermale Ursprung der Haustorien festgestellt worden.

Imp. pallida. Raitt (1916) gibt als Haploidzahl 12 an.

Imp. parviflora. Nach eigener Zählung kann ich die Haploidzahl mit 10 angeben.

Imp. noli tangere. Nach Winge (1925) ist die Haploidzahl 10.

Imp. Sultani Hook. Archesporzelle = Embryosackmutterzelle, zwei Makrosporen, die chalazale zum achtkernigen Embryosack. Tapetum von den Zellen des inneren Integuments. In den Mikrosporangien zweikernige

Tapetenzellen, die auch zwischen die Pollenmutterzellen wachsen (?), kein Periplasmodium, Pollen zweikernig. Als Haploidzahl wird 7 angegeben.

Der Endospermkern teilt sich vor dem Eikern. Nach wenigen Teilungen wandern einige Mikropylarkerne in die Mikropyle, wo sie das Haustorium bilden. Ebenfalls chalazales Haustorium.

Wichtig ist vor allem der Nachweis, daß die Haustorien vom Endosperm gebildet werden. Das weniger gut entwickelte basale Haustorium schiebt sich als langer, schmaler Schlauch in das Chalazagewebe ein, während sein anderes Ende mit zahlreichen normalen Endospermzellen in Verbindung bleibt (Ottley 1908).

Němec (1910) beschreibt das Verhalten der Kerne in den Riesenzellen der durch Heterodera hervorgerufenen Gallen. Es tritt schon in sehr jungen Zellen Kernverschmelzung ein.

Abgesehen von den zwei Integumenten haben wir hier wieder den typischen tenuinuzellaten Typus, gekennzeichnet durch Fehlen der Deckzellen, Resorption des ganzen Nuzellus, Embryosacktapetum, Endosperm mit mikropylarem und chalazalem Haustorium. Daß das mittlere Endosperm nuklear geworden ist, ist eine sehr späte Progression aus dem zellularen Typus, der noch in der Abgrenzung der Haustorien festgehalten ist.

24. Reihe Rhamnales.

Pollen zweikernig (eigene Beobachtung).

Familie Vitaceae.

Vitis. Beim Studium der Selbststerilität einiger *Vitis*-Varietäten stellte Dorsey (1915) fest, daß diese durch mangelhafte Ausbildung des Pollens veranlaßt wird, und zwar rührt diese daher, daß der generative, in einigen Fällen ebenfalls der vegetative, Kern degeneriert, oder daß der Pollen vor der Reifung zugrunde geht. Bei einigen Varietäten gingen die Pollenkörner bis zu 69 % vor der Reifung ein, bei anderen kaum. Derartige Pollendegeneration trat sowohl bei selbststerilen als bei selbstfertilen Varietäten ein. Eine Degeneration des generativen Kerns wurde jedoch nur bei selbststerilen Varietäten gefunden.

Vitis gongylodes. Němec (1910) beschreibt die vielkernigen Riesenzellen und die Kernverschmelzungen in den *Heterodera*-Wurzelgallen.

Cissus hydrophorus. Über die vielkernigen Riesenzellen und die Kernverschmelzungen in den Riesenzellen der durch *Heterodera* verursachten Wurzelgallen berichtet Němec (1910).

Parthenocissus quinquefolia (= *Ampelopsis*) hat nach eigenen Beobachtungen zweikernige Pollen.

25. Reihe Malvales.

Pollen zweikernig, selten dreikernig.

Es sind zwei Integumente vorhanden, die Samenanlagen sind krassinuzellat. Die Archesporzelle teilt sich in Embryosackmutterzelle und Schichtzelle. Häufig findet sich ein vielzelliges Archespor. Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack. Die Endospermbildung folgt dem nuklearen Typus.

Familie Tiliaceae.

Die Samenanlagen sind krassinuzellat. Ein einzelliges Archespor findet sich nach Stenar (1925) bei *Tilia cordata*, *Entelea palmata* und *Sparmannia africana*, vermutlich gehören auch *Tilia platyphyllos* und *T. vulgaris* hierher. Bei *Corchorus trilocularis* ist das Archespor stets, bei *Tilia tomentosa* häufig mehrzellig. Es wird eine Deckzelle abgegeben, die sich mehrmals teilt; auch die Epidermiszellen des Nuzellus können sich periklin teilen. Es werden vier Makrosporen gebildet, die chalazale liefert den Embryosack. Die Antipoden degenerieren vor der Befruchtung. Im reifen Embryosack finden sich zahlreiche Stärkekörner besonders um die Polkerne herum. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Erst nachdem sich mehrere hundert freie Endospermkerne gebildet haben, setzt eine Teilung der befruchteten Eizelle ein. Die reifen Pollenkörner sind zweikernig.

Nach Juel (1915) wird bei *Tilia ulmifolia* Scop. und *T. platyphyllos* Scop. kein Periplasmodium in den Antheren gebildet; das gleiche gibt Stenar (1925) für *T. cordata*, *Entelea palmata* und *Sparmannia africana* an.

Entelea palmata. Stenar (1925) gibt als Haploidzahl acht an. Gelegentlich findet sich eine zweite Embryosackmutterzelle. Der Embryo besitzt einen ziemlich langen Suspensor.

Sparmannia africana. Die Haploidzahl ist nach Stenar (1925) ungefähr 80.

Familie Malvaceae.

Eine einzige Embryosackmutterzelle findet sich nach Svensson-Stenar (1925) bei *Malva mauritiana*, *M. crispa*, *M. neglecta*, *M. pusilla*, *M. oxyloba*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, *Hibiscus trionum* und wahrscheinlich *Plagianthus pulchellus*. Mehrere Embryosackmutterzellen wurden gefunden bei *Malope trifida* (2), *Modiola caroliniana* (3—4), *Lavatera thuringiaca* (2—4), *L. trimestris* (2—3), *L. arborea* (2), *Althaea sulphurea* (2—4), *A. officinalis* (2), *Malva alcea* (2—3), *M. moschata* (2—4), *M. silvestris* (2—3), *M. limensis* (2), *Sidalcea neo-mexicana* (2), *S. candida* (2), *Malvastrum peruvianum* (2—3), *M. campanulatum* (2), *M. capense* (2), *Modiolastrum malvifolium* (3), *Anoda cristata* (2).

Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren chalazale sich zum Embryosack weiter entwickelt. In den akzessorischen Embryosackmutterzellen wurde nur in wenigen Fällen eine Entwicklung über das Diakinesestadium hinaus beobachtet.

Ältere Angaben über das Vorkommen von nur drei Makrosporen sind sicher unzutreffend.

Der Embryosack ist normal, bei einigen Arten finden sich zweikernige Antipoden.

Das Endosperm wird stets nach dem nuklearen Typus gebildet.

Ein Periplasmodium wird gebildet in den Antheren von *Lavatera trimestris* und *Hibiscus rosa sinensis* (Juel 1915) sowie von *Kitaibelia vitifolia*, *Malva moschata*, *M. crispa*, *M. neglecta*, *M. oxyloba*, *M. parviflora*, *M. palmata*, *M. heterophylla*, *M. limensis*, *M. waltherifolia*, *Malvastrum capense*, *M. peruvianum*, *Lavatera arborea* und *Pavonia spinifex* (Stenar 1925), allem Anschein nach sind auch Periplasmodien vorhanden bei *Abutilon Avicennae*, *Malva alcea*, *Sidalcea candida*, *Sida napaea* und *Hibiscus trionum* (Stenar 1925). Während nach Wóycicki (1916)

bei *Althaea officinalis* kein Periplasmodium gebildet wird, gibt er ein solches an für *Malva silvestris* und *M. rotundifolia*.

Die Pollenmutterzellen liegen in einer oder mehreren Reihen, je nachdem die Archesporzellen sich direkt oder durch Teilungen zur Pollenmutterzelle entwickeln.

Von Guignard (1904) wurden bei *Althaea rosea*, *Hibiscus*, *Lavatera* und *Kitaibelia* nur zweikernige Pollenkörner gefunden, desgleichen von Lantis (1912) bei *Abutilon Theophrasti* und von Stenar (1925) bei allen von ihm beobachteten Fällen; hingegen gibt Wóycicki (1917) für *Malva silvestris* L. und *M. rotundifolia* L. zu etwa 20 %, für *Althaea officinalis* höchstens 5—10 % dreikernige Pollenkörner an. Die Pollenkörner treiben bis zu zehn Schläuchen, die anscheinend zur Befestigung des Pollenkorns dienen, bis auf einen, der allein weiterwächst und in den die beiden Kerne eintreten; in diesem Pollenschlauch findet dann die Teilung des generativen Kerns statt. Die generativen Kerne im Pollenschlauch besitzen nach Stenar (1925) kein Eigenplasma.

Abutilon Theophrasti. Lantis (1912) beschreibt die Entwicklung der Mikrosporangien und Mikrosporen, die in normaler Weise verläuft. Jede primäre sporogene Zelle erzeugt jedoch vier Mikrosporenmutterzellen, während bei anderen *Malvaceen* nur eine gebildet wird.

Lavatera. Von Bixbee (1900) wird die Entwicklung der Kernteilungsspindel in den Pollenmutterzellen von *Lavatera* (*unguiculata* Desf. oder auch *L. micans* L.) beschrieben. Bemerkenswert ist die „Granularsubstanz", d. h. eine Anhäufung von dicht granuliertem Plasma um den Kern.

Juel (1915) berichtet über typische Periplasmodienbildung bei *Lavatera.*

L. thuringiaca. Nach Stenar (1925) findet sich ein vielzelliges Archespor. Die Haploidzahl ist 20. In den akzessorischen Embryosackmutterzellen können ebenfalls Teilungen vor sich gehen. Die Antipoden können sich vermehren (z. B. fünf) und werden stets zweikernig.

Althaea rosea. Die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn beschreibt Wefelscheid (1911). Die Färbung machte einige Schwierigkeiten, da der Pollenkorninhalt sich stark mitfärbte. Die großen Pollenkörner enthalten einen winzigen generativen Kern, der schon von Guignard (1904) abgebildet wurde.

Malva crispa. Jönsson (1881) gibt die Entwicklung von nur drei Makrosporen aus der Embryosackmutterzelle an, Stenar (1925) fand dagegen stets vier.

M. silvestris. Über die Entwicklung des Embryosackes berichtet Wóycicki (1922).

M. neglecta. Einige Angaben über die Entwicklung des Embryosacks bringt Wóycicki (1922). Er gibt vier Makrosporen an, was von Stenar (1925) bestätigt wird.

M. moschata. Die Haploidzahl ist nach Stenar (1925) 20.

Malvastrum capense. Die Haploidzahl ist nach Stenar (1925) 21.

Anoda cristata. Nach Stenar (1925) sind drei zweikernige Antipoden vorhanden.

Für *A. hastata* und *A. cornucopiae* gibt Guignard (1882) mehrkernige Antipoden an.

Hibiscus trionum. Nach Guignard (1904) dehnt sich der Pollenschlauch im Nuzellusgewebe aus, bildet Seitenäste, doch nur einer erreicht

den Embryosack. Vielleicht dient hier der Pollenschlauch als Haustorium, wie bei einigen *Onagraceen*.

Gossypium. Eine *Gossypium*-Varietät „*Mit Afifi*“ wurde von Balls (1905, 1906, 1910) untersucht. Die Haploidzahl 20 wird angegeben. Von den vier Makrosporen soll sich die mikropylare entwickeln. Die Antipoden gehen bald zugrunde, das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet. Über die Struktur des Kerns veröffentlichte Balls (1910) auf Grund seiner Untersuchungen an *Gossypium* eine von den bisherigen Ansichten ganz verschiedene Auffassung, indem er dem achromatischen Teile des Kerns eine wesentliche Bedeutung beilegt und das Spiremstadium als die typische Kernstruktur ansieht. Als Belege für diese eigentümliche Theorie führt Balls einige nur sehr mangelhafte Zeichnungen an, die nichts beweisen.

Der Bastard von *G. barbadense* × *herbaceum* hat nach Cannon (1903) 28 Chromosomen in der haploiden Generation. Die gleiche Zahl dürfte auch für die Eltern zutreffen.

Bei hybriden Baumwollpflanzen sollen sich nach Cannon (1903) die Kernteilungen genau in derselben Weise abspielen wie bei den normalen Pflanzen. Die Spaltung der Merkmale erklärt er damit, daß väterliche und mütterliche Kernsubstanz getrennt bleiben und immer zwei Keimzellen rein väterliche, zwei rein mütterliche Charaktere erhalten.

G. barbadense var. *maritima* Watt. Die Pollenbildung wird von Denham (1924) beschrieben.

Beim Beginn der meiotischen Teilungen wird das achromatische Gerüst dicker, und die zerstreuten Chromatinperlen werden größer und deutlicher. Dann teilt sich zuerst der achromatische Faden längs und darauf die Chromatinkörnchen. Es findet Telosynapsis statt. Die Spindelbildung erfolgt in der Weise, daß sich perinuklear ein dichtes zytoplasmatisches Netz bildet, in welches die Chromosomen eindringen, während gleichzeitig sich, wahrscheinlich aus dem Nukleolus, ein intranukleares Lininnetz bildet, welches die einzelnen Chromosomen verbindet. Dann kontrahieren sich die Fasern, welche die Chromosomen untereinander verbinden, und ziehen die perinuklearen Fasern in die Kernhöhle hinein. So entsteht eine multipolare Spindelanlage. In der Kernplatte sind die Chromosomen untereinander durch Fasern verbunden. Zwei Chromosomen (26 ist die Haploidzahl) sind bedeutend größer als die anderen. Im übrigen ist *Gossypium* ein wenig geeignetes Objekt für die Aufstellung neuer zytologischer Theorien und einer Kritik der bisherigen Anschauungen. Hervorzuheben ist, daß die Tetradenteilung nach dem Furchungsschema erfolgt.

In einer weiteren Publikation gibt Denham (1924) die Haploidzahlen von 32 Varietäten von *Gossypium* aus Amerika, den Ozeaninseln, Ägypten, Indien und China an. Die *Gossypium*-Varietäten der Neuen Welt und Ägyptens besitzen 26, die Asiens haben 13 Chromosomen. Daraus erklärt sich die Unmöglichkeit der Kreuzung zwischen amerikanischen oder ägyptischen Formen mit solchen Indiens.

Familie Sterculiaceae.

Die Samenanlagen sind krassinuzellat, zwei Integumente sind vorhanden. Es werden vier Makrosporen gebildet, deren unterste zum Embryosack wird. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet.

Theobroma Cacao. Kuyper (1914) gibt acht haploide Chromosomen an. Ferner schildert er die Anlage des Archespors, die Entwicklung der beiden Integumente und die Teilungen der Embryosackmutterzelle sowie die Ausbildung des Embryosackes. Die Tetradenteilung ist in der Regel eine vollständige, die unterste Makrospore entwickelt sich zum normalen achtkernigen Embryosack, dessen Antipoden bereits degenerieren, wenn die Verschmelzung der Polkerne erst eingeleitet wird. In Embryosäcken mit ausbleibender Befruchtung tritt nach Ansicht von Kuyper eine vorläufige Endospermbildung auf.

26. Reihe Parietales.

Pollen zweikernig, selten dreikernig. Archespor teils vielzellig, teils einzellig. Endosperm zum Teil mit Basalapparat, meistens nuklear. Die *Loasaceen* gehören nach ihrer Embryosackentwicklung nicht hierher (Kratzer 1918, Schürhoff 1926), sondern zu den *Sympetalen*, wahrscheinlich in die Nähe der *Symplocaceen.*

Familie Camelliaceae.

Pollen zweikernig. Archespor vielzellig, doch nur eine Embryosackmutterzelle entwicklungsfähig. *Lilium*-Typus. Antipodenvermehrung.

Camellia theifera (Griff.) Dyer. (= *Thea sinensis*). Die Entwicklung der Pollenkörner zeigt nach Cohen Stuart (1916), abgesehen von der Degeneration einiger Pollenkörner der Tetrade, keine Unregelmäßigkeiten. Die Embryosackmutterzelle wird ohne Tetradenbildung zur Embryosackzelle. Nach der Befruchtung bleibt die Eizelle lange im Ruhestadium, während sich schnell ein großzelliges Endosperm bildet. Gelegentlich findet man 2—3 Embryosackmutterzellen; doch konnte Cohen Stuart nur einmal einen wohlausgebildeten zweiten Embryosack finden. Es scheint demnach, daß von mehreren Embryosackmutterzellen fast stets nur eine zur Entwicklung kommt.

Die Desorganisation einer großen Anzahl von Samenanlagen beruht nicht auf mangelhafter Bestäubung, sondern auf einer Prädisposition der Samenanlage selbst.

Ferner berichtet Cohen Stuart über eine eigenartige Tendenz, die Antipodenzahl zu vermehren. In einem abgebildeten Falle unterschied er statt der sonst vorkommenden drei im ganzen 10—11, und in anderen, weniger sicheren Fällen schien die Anzahl der Antipodenkerne gar auf 11—12, ja bis zu 17 zu steigen. Dieser Punkt dürfte noch weitere Aufklärung verdienen.

Die haploide Chromosomenzahl beträgt 15.

Familie Guttiferae.

Es bilden sich aus der einzigen Embryosackmutterzelle vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Das Endosperm ist zuerst nuklear, oder ein Basalapparat wird gebildet. Der Pollen ist zweikernig (Elfving 1878).

Hypericum. Schnarf (1914) untersuchte die Entwicklungsgeschichte von *H. perforatum* L., *H. maculatum* Cr. und *H. calycinum* L. Die Makrosporenmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren unterste einen normalen achtkernigen Embryosack bildet. Das Endosperm wird nach dem nuklearen

Typus gebildet. Einmal wurde Polyembryonie, anscheinend durch Befruchtung einer Synergide entstanden, beobachtet. Am antipodialen Teile des Embryosackes befinden sich zahlreiche Endospermkerne, ja, es scheint sich hier um eine Art Haustorium zu handeln.

P a l m (1922) stellte bei *Hyp. japonicum* fest, daß nach der ersten Teilung des Endospermkerns der apikale Endospermkern sich weiter teilt, während der basale zunächst ungeteilt bleibt. Später teilt er sich gleichfalls, und die basalen Kerne sind von dichtem Plasma umgeben. Wir haben es hier also mit einer Abart eines Basalapparates zu tun.

Die Haploidzahlen nach N i e l s e n (1924):

Sektion *Roscyne*: *H. Ascyron* L. = 9.
Sektion *Androsaemum*: *H. Androsaemum* L. = 20.
H. hircinum L. = 20.
H. inodorum Willd. = 20.
Sektion *Euhypericum*: *H. coris* L. = 9.
H. polyphyllum Boiss. et Bal. = 9.
H. hirsutum L. = 9.
H. maculatum Crtz. = 8.
H. acutum Moench. = 8.
H. montanum L. = 8.
H. tomentosum L. = 8.
H. perforatum L. = 16.
H. origanifolium Willd. = 9.
H. orientale L. = 8.
H. rumelicum Boiss. = 7.
Sektion *Myriandra*: *H. prolificum* L. = 9.

W i n g e (1925) gibt für *H. humifusum*, *H. quadrangulum* und *H. tetrapterum* die Haploidzahl 8, für *H. perforatum* die Haploidzahl 16 an.

Garcinia. Die Entwicklung von *Garcinia Kydia* Roxb. und *G. Treubii* Pierre geht nach T r e u b (1911) in folgender Weise vor sich:

Bei *Garc. Kydia* entsteht in den jungen anatropen Samenanlagen durch Teilung der einen Embryosackmutterzelle eine vollständige Tetrade, wobei beim zweiten Teilungsschritt die obere Tochterzelle sich vertikal, die untere sich horizontal teilt. Von den vier Zellen entwickelt sich die unterste zum Embryosack. Der Entwicklungsgang bis zum vierkernigen Embryosack ist normal, dann setzt eine abweichende Entwicklung ein. Die folgende Teilung wird nur von einem der beiden Kerne des oberen Poles ausgeführt, so daß sich eine Eizelle und zwei Synergiden bilden. Die beiden unteren Kerne dagegen teilen sich nicht mehr. Sie wandern in die Mitte des Embryosackes, wo sie verschmelzen. Ihr Vereinigungsprodukt, das als sekundärer Embryosackkern funktioniert, wird später meist in unmittelbarer Nähe des Eiapparates, häufig der Eizelle dicht angeschmiegt gefunden. Die Befruchtung ist normal. Die Entwicklung des Endosperms geht derjenigen des Embryos voran, und es werden eine größere Anzahl freier Endospermkerne erzeugt, bevor die erste Teilung der Keimzelle erfolgt. In einem Ausnahmefall wurde ein größerer Embryo in einem völlig endospermlosen Embryosacke gefunden.

Die Entwicklungsgeschichte von *Garc. Treubii* stimmt mit der vorgenannten Art völlig überein. Die Embryobildung, die in sehr wenigen Fällen an den rein weiblichen Bäumen beobachtet wurde, dürfte auf das

wahrscheinlich sehr seltene Vorkommen von antherenbildenden Blüten zurückzuführen sein. (Das geschilderte abnorme Verhalten der Entwicklung des Embryos dürfte durch eine sehr frühzeitige Degeneration der Antipoden zu erklären sein!) Die Haploidzahl ist etwa 24.

G. mangostana. Nach Sprecher (1919) werden Adventivembryonen gebildet.

Familie Elatinaceae.

Elatine Hydropiper. Die Entwicklung des Embryosackes wird von Jönsson (1881) beschrieben. Im reifen Embryosack sind die Antipoden degeneriert.

Familie Tamaricaceae.

Pollen zum Teil dreikernig, *Lilium*-Typus, Endosperm nuklear.

Myricaria germanica. Frisendahl (1912) zählte 12 haploide Chromosomen. Die Embryosackmutterzelle wird direkt zur Embryosackzelle, der Embryosack ist achtkernig.

Bei der Teilung des primären Pollenkerns wird die Kernspindel immer gegen die Mitte einer der konkaven Seiten des Pollenkorns gestellt, die generative Zelle nimmt deshalb bei ihrer Anlage den Raum einer der drei Ausbauchungen ein. Zunächst wird eine Spindel mit spitzen, an beiden Enden der Hautschicht befestigten Polen ausgebildet. Diese Spindel geht später in eine solche über, deren beide Hälften gleich lang sind; dann ist der eine Pol an der Pollenwandung befestigt, während der andere frei im Zytoplasma endigt. Die generative Zelle teilt sich meist erst im Pollenschlauche, doch kommen manchmal auch im Pollenkorn zwei Spermakerne vor.

Die Kernteilung im zweikernigen Embryosack zeigt ganz normal 12 Chromosomen; im vierkernigen Embryosack nehmen die unteren Kerne bedeutend an Größe zu, auch die Anzahl ihrer Chromosomen erhöht sich; es wurden in ihnen bis 60 Chromosomen gezählt. Dies kommt daher, daß die Chromatinkörner, anstatt wie in gewöhnlicher Weise sich zusammenzutun, um die 12 haploiden Chromosomen zu bilden, sich einzeln zu selbständigen Chromosomen entwickeln. Hierbei fällt es besonders auf, daß die paarweise Anordnung der Körnchen aufgehoben wird. Die zahlreichen Chromosomen der unteren Kerne sind denen der oberen fast völlig gleich, nur ein wenig kürzer.

Die Antipoden sind groß; sie schwanken in ihrer Größe und Ausbildung sehr. Wie bei den apogamen Alchimillen, so kann auch hier ein Antipodenkern zu den Polkernen hinaufwandern und mit ihnen eine Gruppe von drei Kernen bilden.

Bei der Befruchtung findet ein Ergießen des Pollenschlauchinhaltes in die Eizelle niemals statt, sondern der Spermakern dringt immer von der Seite ins Ei hinein.

Die Polkerne sind bei der Befruchtung noch ganz frei, auch später zeigen sie wenig Neigung zur Verschmelzung. Das Endosperm ist sehr reduziert und zeigt höchstens 16 freie Kerne im Wandbelag; die Kerne werden später verdrängt.

Auch der einzig vorhandene Polkern, den die 5—6kernigen Embryosäcke oft führen, teilt sich wie der normale sekundäre Endospermkern, und zwar zur selben Zeit. Seine Tochterkerne verraten durch ihre geringe Größe die Herkunft von nur einem Polkern und sind vielfach kleiner

als solche Endospermkerne, in die ein bedeutend vergrößerter antipodialer Polkern eintritt. Die Entstehung der fünfkernigen Embryosäcke dürfte aus dem vierkernigen dadurch entstanden sein, daß sich nur die Eizelle nochmals teilt und so einer einzigen Synergide den Ursprung gibt.

Familie Cistaceae.

Archespor vielzellig oder einzellig, Endosperm nuklear. Pollen nach Elfving (1878) zweikernig.

Helianthemum Rhodax (wahrscheinlich *H. canum* [L.] Baumg.). Fischer (1880) stellte mehrere Archesporzellen in jeder Samenanlage fest.

Cistus, *Tuberaria*, *Helianthemum* und *Fumana*. Nach Chiarugi (1924, 1925) ist bei *Halimium*, *Helianthemum* (mit Ausnahme der Sektion *Brachypetalum*) das Archespor zwei- bis mehrzellig, bei den übrigen einzellig (bei *Tuberaria* mitunter zweizellig), Deckzelle, vier Makrosporen, die chalazale zum Embryosack. Bei *Helianthemum* mehrere Reihen von Tetradenzellen, doch entwickelt sich nur eine zum Embryosack. Endospermbildung nuklear. Der chalazale Teil des nuklearen Endosperms funktioniert physiologisch als Haustorium, vielleicht auch die Basalzelle des Suspensors.

Als Haploidzahlen gibt Chiarugi folgende an: 9 für *Cistus salviaefolius*, *C. monspeliensis*, *C. laurifolius*, *C. villosus*, *C. albidus* (?), *Halimium halimifolium*; 8 für *Helianthemum ledifolium*; 16 für *Helianthemum apenninum*, *H. Chamaecistus*, *H. alpestre*, *Fumana procumbens*, *F. arabica*; 24 für *Tuberaria guttata*.

Familie Violaceae.

Die Entwicklung des männlichen und weiblichen Gametophyten erfolgt vollkommen nach dem Normaltypus, wie die Untersuchungen von Bliß (1912) an chasmogamen Blüten von *Viola odorata*, *pedata*, *fimbriatula*, *cucullata* und *pubescens* ergaben. Der Endospermkern hat sich bereits einige Male geteilt, bevor die Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern stattgefunden hat. Das Endosperm wird nuklear angelegt. Die reifen Pollenkörner sind zweikernig. Die Zahl der Chromosomen beträgt 6, 12, 24, 36; von diesen Zahlenreihen sind bisher nur vier Ausnahmen bekannt.

In dem Bericht von Ishikawa (1916) über die Chromosomenzahlen, der sich bekanntlich auf eine japanische Veröffentlichung von Miyaji stützt, sind folgende Zahlen genannt: Haploidzahl für *Viola glabella* 6, *V. grypoceras* 10, *V. verecunda* 10, *V. nipponica* 10, *V. okuboi* 12, *V. okuboi* var. *chinensis* 24, *V. diffusa* 13.

Ferner finden sich Angaben von Westermaier (1890), die vielleicht auf das Vorhandensein eines basalen Endospermhaustoriums hindeuten können: „Zu den Pflanzen, mit denen ich in der ersten Periode meiner Untersuchung unverhältnismäßig lange mich beschäftigte, gehörte *Viola tricolor*. ‚Antipoden' konnten nicht mit Sicherheit beobachtet werden. Die Bekleidung der Embryosackinnenwand mit Endospermzellkernen ist schon vorhanden, wenn der Embryo erst aus einigen wenigen Zellen besteht und der betreffende Fruchtknoten noch mit den Blumenblättern umhüllt ist. Der Knospenkern besitzt eine Wandung von ungefähr sechs Lagen größerer Zellen; die Membran des Embryosackes zeigte sich als nicht kutikularisiert. Es kann hiernach von allen Seiten her Nährmaterial aus

dem Knospenkern in den Embryosack treten. Trotzdem zieht auch hier das untere Ende des Embryosackes die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich. Vielleicht dient die Zufuhr von unten zur Bildung des späteren inneren Endospermgewebes, während die frühzeitig auftretende Tapete sich auf Kosten allseitig zuströmenden Materials entwickelt. Gehen wir nämlich zur Betrachtung der genannten Stelle über, so findet sich im unteren Embryosackende, wenn die Wände des Sackes mit Endospermzellen belegt sind, eine schleimige Masse, die sich hauptsächlich als aus zahlreichen Zellkernen zusammengesetzt erweist.

Hybanthus (*Ionidium*) *concolor* zeigt nach Andrews (1910) keine Besonderheiten. Es werden vier Makrosporen gebildet, die häufig nicht reihenförmig angeordnet sind.

Viola cucullata. Nach Bliß (1912) wächst nicht stets die chalazale Makrospore zum Embryosack aus, sondern gelegentlich die zweite oder dritte Tetradenzelle.

Viola permixta Jordan (*V. odorata* × *hirta*). Haploidzahl 10. Die innerste der vier Makrosporen wird zum Embryosack. Die Pollen keimen vielfach noch in den Pollensäcken aus; zum Teil normale Entwicklung und Befruchtung (Schnarf 1922).

V. Kalksburgensis Wiesb. (*V. alba* × *cyanea*), *V. hirtaeformis* Wiesb. (*V. ambigua* × *hirta*), *V. Haynaldi* Wiesb. (*V. ambigua* × *cyanea*). Es zeigen sich starke Entwicklungsstörungen, reife Embryosäcke wurden nicht gefunden (Schnarf 1922).

V. tricolor L. Clausen (1921) fand als typische Haploidzahl 13; in einigen Fällen kamen auch die Haploidzahlen 15 und 17 vor, letztere vor allem bei der *Arvensis*-Form.

In einer weiteren Publikation stellt Clausen (1922) fest, daß die Art *V. tricolor* L. in zwei Arten, nämlich *V. arvensis* Murr. und *V. tricolor* Wittr. zerfällt, die sich in 19 erblich fixierten Merkmalen unterscheiden. Die erstere besitzt die Haploidzahl 17, die zweite 13. Die zahlreicheren kleineren Arten innerhalb der Gesamtart *V. tricolor* L. sind durch Kreuzung der beiden genannten Arten entstanden. Bei der experimentellen Kreuzung der beiden Arten finden sich in der heterotypischen Teilung der Bastarde entweder 15 bivalente oder 14 bivalente und 2 univalente oder 13 bivalente und 4 univalente Chromosomen vor, wobei die univalenten zu einem oder verschiedenen Polen wandern können oder auch früher oder später ausgeschaltet werden.

Bei einem Bastard fand Clausen (1924) in der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen 23 Chromosomen und noch ein Extrachromosom, das an der Teilung nicht teilgenommen hatte. Ein Teil dieser Chromosomen war univalent, ein anderer bivalent. In F_2 des Barstardes besaß eine Pflanze 46 Chromosomen, in F_3 kommen verschiedene Diploidzahlen zwischen 43 und 45 vor. Die Erhöhung der Chromosomenzahl dürfte dadurch zustande gekommen sein, daß von den 13 × 17 Chromosomen nur 6 Paare konjugierten, von den restlichen 18 haben sich 17 in der Metaphase der Reduktionsteilung längsgeteilt, eins blieb ungeteilt.

Familie Passifloraceae.

Die *Passifloraceae* besitzen einen vielschichtigen Nuzellus mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumente. Archespor einzellig. Das Endosperm ist nuklear.

Passiflora. Cook (1909) beobachtete häufig ein anormales Verhalten des Pollenschlauches bei *P. adenophylla* Mast. Wenn der Pollenschlauch seine Kerne nach dem Eindringen in den Embryosack nicht entläßt, degeneriert der Eiapparat, und der Pollenschlauch wächst in vielen Windungen in den Embryosack hinein und füllt den ganzen Embryosack aus. Das Endosperm ist nuklear. Über die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *P. coerulea* L. berichtet Williams (1899).

P. trifasciata, *P. suberosa*, *P. quadrangularis* und der Bastard *P. impératrice Eugénie* wurden von Kratzer (1918) untersucht. Archespor einzellig, teilt sich in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle. 3—4 Makrosporen, von denen bald die oberste, bald die unterste zum Embryosack wird. Die Entwicklung des Embryosackes ist normal. Nach der Befruchtung bildet sich ein nukleares Endosperm.

P. coerulea und *P. palmata.* Salter (1863) fand verschiedene monströse Blüten und unter diesen auch solche, bei denen einige Samenanlagen in Pollensäcke umgewandelt waren und Pollen enthielten. Es war hier also ein Umschlag der geschlechtlichen Dominanz erfolgt.

Familie Caricaceae.

Es sind zwei Integumente vorhanden, ein vielschichtiger Nuzellus mit einer Kalotte über dem Embryosack. Archespor einzellig, Deckzelle vorhanden, 3—4 Makrosporen. Bald entwickelt sich die oberste, bald die unterste zum Embryosack (Kratzer 1918).

Carica Papaya. Nach Usteri (1898) entwickelt sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack.

Da in keinem Entwicklungsstadium des Embryosackes ein Pollenschlauch angetroffen wurde, vermutet Usteri (1907), daß sich die Samen parthenogenetisch vermehren; Parthenokarpie erscheint ausgeschlossen, weil bei verhinderter Bestäubung keine Fruchtbildung eintritt.

Kratzer (1918) konnte jedoch auf jedem Medianschnitt einen wohlentwickelten Pollenschlauch feststellen. Er fand auch, daß an der ♀ Pflanze bei der diözischen Form nicht selten auch einzelne Zwitterblüten vorhanden sind. Sicher ist dagegen, daß Parthenokarpie auftritt. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet.

Die Haploidzahl ist nach Meurman (1925) 9.

Nach Heilborn (1921) entwickelt sich der Embryosack von *C. chrysopetala*, *pentagona* Heilb. und *C. candamarcensis* Hook. sowie *C. Papaya* nach dem *Lilium*-Typus, d. h. die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack. Der Embryosack ist aber nur fünfkernig, Antipoden fehlen. Nachdem der Embryosack vierkernig geworden ist, teilt sich nur noch ein Kern, wahrscheinlich einer der mikropylaren. Drei Kerne bilden den Eiapparat, die beiden anderen bilden die Polkerne. Eine Verschmelzung der Polkerne wurde nicht beobachtet. Nach der Befruchtung bildet sich zuerst ein vielkerniges Endosperm mit meist diploiden Kernen.

Die somatische Chromosomenzahl war bei allen *Carica*-Arten 18. Die Reduktionsteilung ist normal bei *C. Papaya candamarcensis* und vielleicht auch *chrysopetala.* Bei *C. pentagona* wurden normale und abweichende Reduktionsspindeln gefunden, die letzteren zeigten ein fast vollständiges Fehlen der Chromosomenkoppelung. Manchmal fanden sich Samenanlagen mit zwei Mutterzellen, von denen die eine vollständige, die andere mangel-

hafte Koppelung zeigte. Möglicherweise ist die Koppelung bei verschiedenen Individuen verschieden. Mutterzellen mit mangelhafter Koppelung geben diploide Embryosäcke, die vielleicht zu apogamer Entwicklung gelangen können.

C. chrysopetala und *pentagona* sind diözisch, und männliche Individuen fehlen. Beide Arten sind völlig parthenokarp, nur sehr wenig Samen finden sich in jeder Frucht. Es ist ungewiß, ob diese Samen apogamen oder hybriden Ursprungs sind. In letzterem Falle muß *C. candamarcensis* der Vater sein. Nach Ernst (1918) sollte diese Parthenokarpie die Folge vorhergegangener Bastardierung sein; zytologisch findet sich jedoch weder für noch gegen diese Annahme ein Beweis.

Familie Loasaceae.

Die *Loasaceen* besitzen ein Integument, nur einen dünnen Nuzellus. Es wird ein sehr langer Mikropylekanal gebildet. Die innerste Schicht des Integuments bildet sich zu einem typischen Embryosacktapetum aus; ein Gefäßbündel im Funikulus wird nicht ausgebildet. Das Archespor ist einzellig und wandelt sich, ohne eine Schichtzelle abzugeben, in die Embryosackmutterzelle um. Diese bildet vier Makrosporen, von denen die chalazale (nach Schürhoff 1926) zum Embryosack wird. Nicht selten bilden sich auch zwei Embryosackmutterzellen, die Tetraden erzeugen, doch entwickelt sich in diesem Falle auch nur ein normaler Embryosack. Der junge Embryosack verdrängt rasch seine Schwesterzellen und resorbiert den Nuzellus. Die Bildung des achtkernigen Embryosackes vollzieht sich zuerst in normaler Weise. Dann bohrt sich der Embryosack in den Mikropylekanal ein, den er durch Auflösen der anliegenden Zellen erweitert. Da hierbei eine kurze Anfangsstrecke durch kutinisierte Wände der Auflösung widersteht, bildet sich hier eine Einschnürung. Der Embryosack dringt ferner vor der Befruchtung in die Chalaza ein und wirkt hier bereits als Haustorium.

Die haustorialen Ausstülpungen können nach Kratzer (1918) einheitlich bleiben oder sich auch in mehrere Arme teilen. So weist *Cajophora* keine Verzweigung der Haustorien auf, *Blumenbachia* zeigt solche an der Chalaza, *Gronovia* und *Loasa tricolor* an der Chalaza und Mikropyle bis gegen den Funikulus. Durch das Auswachsen des Embryosackes in die Mikropyle wird auch die Lage des Eiapparates beeinflußt. Er wandert bei *Loasa*, *Cajophora*, *Blumenbachia* und *Mentzelia Gonsatti* in den Auswuchs, bei *Gronovia*, *Mentzelia aurea* und *albescens* bleibt er im ursprünglichen Embryosack.

Nach der Befruchtung entwickeln sich zuerst die Haustorienanlagen weiter sowie das Endosperm. Das Endosperm ist zellular im mittleren Teile, in den Haustorien werden zuerst zahlreiche freie Kerne gebildet, die sich später mehr oder weniger durch Zellwände abtrennen. Auch die obersten und untersten Zellen des zellularen Endosperms zeigen haustorialen Charakter. Es treten also gewissermaßen drei Arten von Endospermzellen auf. Das Tapetum trägt auch zur Nahrungszufuhr bei, wird aber später resorbiert.

Die Eizelle bleibt ziemlich lange Zeit in Ruhe, dann wächst sie zu einem langen Embryonalschlauch aus durch das Mikropylhaustorium in das zellulare Endosperm. Dort werden durch eine Teilung Embryo und Suspensor gebildet. Die äußerste Endospermlage wird als Schutzschicht ausgebildet.

Die *Loasaceen* zeigen also typisch unitegminate, tenuinuzellate Samenanlagen und gehören nach Schürhoff (1926) zu den *Metachlamydeen*, wahrscheinlich in die Nähe der *Symplocaceen*.

Loasa tricolor. Hofmeister (1851) beschreibt bereits die Haustorien, das Embryosacktapetum und das mittlere zellulare Endosperm. Weitere Untersuchungen liegen vor von Soltwedel (1881), der ebenfalls das mittlere zellulare Endosperm, die Haustorien und das Tapetum beschreibt. Ferner berichtet Kratzer (1918) über diese Art.

L. vulcanica. Hier liegen Untersuchungen vor von Kratzer (1918).

L. hispida. Wie *L. vulcanica.*

Cajophora lateritia. Die ersten Untersuchungen stellte Hofmeister (1851) an; weitere Untersuchungen liegen von Kratzer (1918) vor.

Blumenbachia Hieronymi. Die zellulare Endospermbildung wurde von Samuelsson (1913) angegeben. Ausführliche Angaben liegen von Kratzer (1918) vor.

Mentzelia (Bartonia) aurea. Hierüber berichtete zuerst Hofmeister (1849), dann Kratzer (1918). Der Eiapparat bleibt im zentralen Teil des Embryosackes.

M. albescens. Der Eiapparat bleibt nach Kratzer (1918) im zentralen Teil des Embryosackes.

M. Gonsatti. Der Eiapparat wandert nach Kratzer (1918) in die Mikropyle hinein.

Gronovia scandens. Diese Art erzeugt nur eine einzige Samenanlage an einer schwach entwickelten Plazenta am Scheitel der Fruchtknotenwand. Die vom Embryosack gebildeten Haustorien an der Mikropyle und der Chalaza werden nach Kratzer (1918) stark sackartig erweitert und senden hyphenartige Fortsätze gegen den Funikulus und die Chalaza schon vor der Befruchtung aus.

Familie Datiscaceae.

Zwei Integumente. Nur zwei Makrosporen werden gebildet.

Datisca cannabina. Die Entwicklungsgeschichte wurde von Himmelbauer (1909) untersucht. Die Embryosackmutterzelle bildet nur zwei Tochterzellen, von denen sich die innere zum Embryosack entwickelt. Der Antipodenapparat schwindet vollkommen. Befruchtung ist notwendig; es findet Porogamie statt.

Familie Begoniaceae.

Zwei Integumente, Endosperm nuklear.

Begonia. Goebel (1886) fand in Samenanlagen verbildeter Blüten Pollenkörner an Stelle des Embryosackes ausgebildet.

Nach Sand (1921) bildet *Begonia* vier Makrosporen, von denen die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack wird. Da die Integumente hell und durchscheinend sind, läßt sich der Embryosack in seinen Umrissen schon an ganzen Samenanlagen erkennen. Durch vorsichtiges Aufhellen mit Kalilauge oder Chloralhydrat treten der Eiapparat und der sekundäre Embryosackkern auf kurze Zeit klar hervor. Die Antipoden sind sehr klein. Um den Embryosack ist ein Tapetum ausgebildet. Das Endosperm wird nuklear angelegt.

Die gefüllten Blüten zeigen zum Teil Wechsel der Sexualität, und zwar sind die männlichen abwechslungsreicher als die Weibchen. Aber auch

Umwandlungen des Nuzellus in ein Mikrosporangium wurden, wie schon früher von Goebel, beobachtet.

Tetrameles nudiflora zeigt nach Sand (1921) weitgehende Übereinstimmung der Samenanlagen mit *Datisca*.

27. Reihe Opuntiales.

Pollen dreikernig, Endosperm nuklear.

Familie Cactaceae.

Pollen dreikernig, Endosperm nuklear.

Opuntia vulgaris. Von Ganong (1898) wird Polyembryonie durch Nuzellarsprossung angegeben, die hier häufig vorkommt, während sie bei anderen 75 Arten der gleichen Familie nicht gefunden wurde. Das Endosperm ist nuklear. In reifen Samen findet man gewöhnlich einen großen Embryo, der ihn beinahe ausfüllt, und andere viel kleinere, die zur Seite gedrängt sind. In halbreifen Samen ist ein größerer Embryo und einige kleinere, und gewöhnlich entstammt der größere nicht der Mikropylengegend, sondern einer etwas entfernteren Gegend des Nuzellus. In anderen Fällen entwickelt sich ein Embryo im Mikropylenende, und einer oder mehrere sind wandständig. Nur selten findet sich nur ein Embryo in der Mikropylgegend. Die Embryonen stammen entweder von einem unregelmäßigen Gewebepolster an der Mikropyle oder aus der Nuzelluswandung. Wahrscheinlich entstehen die unregelmäßigen Embryonen aus dem mikropylaren Gewebepolster, während die regelmäßig gebauten der Nuzelluswandung entsprießen, denn die letzteren haben regelmäßig zwei Keimblätter.

Ganong erwähnt noch, daß früher schon Engelmann in einem Samen von *Op. tortispina* zwei Embryonen angetroffen habe.

Op. Rafinesquii. Nach Hull (1915) findet hier habituelle Nuzellarembryonie statt.

Cereus speciosissimus. Strasburger (1884) stellte dreikernige Pollenkörner fest.

28. Reihe Myrtiflorae.

Es finden sich Familien mit einem oder zwei Integumenten. Die Embryosäcke sind teils acht-, teils sechzehnkernig. Endosperm teils mit Basalapparat, teils nuklear.

Familie Geissolomataceae.

Vier Makrosporen, Embryosack achtkernig.

Geissoloma marginata zeigt eine mit dem Normaltypus der Angiospermen übereinstimmende Embryosackentwicklung.

Nach Stephens (1909) bilden sich wahrscheinlich vier Makrosporen, die innerste wird zum achtkernigen Embryosack. Die Antipoden sind sehr vergänglich. Der junge Embryosack führt bis zur Befruchtung reichlich Stärke; der Embryo ist zuerst birnförmig, später kugelig und besitzt keinen Suspensor. Daher ist *Geissoloma* nicht als abweichende Gattung der *Penaeaceae*, sondern als Vertreter einer besonderen Familie aufzufassen.

Familie Penaeaceae.

Bei fünf Arten aus den Gattungen *Sarcocolla*, *Penaea* und *Brachysiphon* treten nach Stephens (1908) 16kernige Embryosäcke auf. Der Kern der Embryosackmutterzelle teilt sich in vier Tochterkerne.

In der Embryosackzelle sind nach den ersten beiden Teilungsschritten, im vierkernigen Stadium, die Kerne mehr oder weniger kreuzweise gelagert. Infolge der Ausbildung eines großen zentralen Saftraumes werden sie mit dem Zytoplasma an die Wand gedrängt. Jeder der vier Kerne erzeugt hierauf durch zwei weitere Teilungsschritte je eine Gruppe von vier Kernen. In den vier Vierergruppen erfolgt Zellbildung um je drei Kerne, so daß im Embryosack vier eiapparatähnliche Gruppen gebildet werden. Die vier freibleibenden „Polkerne" vereinigen sich in der Mitte des Embryosackes zu einem einzigen großen Kern, dem sekundären Embryosackkern. Nach einer brieflichen Mitteilung an Ernst (1908) wurde noch gefunden, daß in einzelnen Embryosäcken mit den vier Polkernen noch andere Kerne sich vereinigen können, einzelne Zellgruppen also unvollständig werden. Im Maximum wurde die Vereinigung von sieben Kernen (vier Polkerne und drei weitere Kerne) beobachtet.

Die ausführliche Arbeit von Stephens (1909) berichtet über *Sarcocolla squamosa*, *S. furcata*, *S. formosa*, *Penaea mucronata*, *P. ovata*, *Brachysiphon imbricatus*. Die vorläufigen Ergebnisse wurden bestätigt. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet. Es dürfte sich hier ohne Zweifel um abgeleitete, nicht um primitive Bildungsformen handeln.

Die Haploidzahl von *S. minor* ist 11—12.

Familie Thymelaeaceae.

Häufig findet sich eine Vermehrung der Antipoden. Endosperm nuklear.

Daphne alpina und *D. mezereum* besitzen nach Strasburger (1909) neun haploide Chromosomen; die gleiche Anzahl besitzt nach Osawa (1913) *D. pseudomezereum* und *D. Kiusiana*, während *D. odora* 14 hat.

D. odora, die aus China stammt und in Japan vielfach kultiviert wird, zeigt äußerlich in der Entwicklung der Antheren und Samenanlagen keine Anomalien. Nach Osawa (1913) sind die allotypischen Teilungen in den Pollenmutterzellen trotz gelegentlicher Abweichungen normal, trotzdem sind die Pollenkörner meist steril. Die Embryosackmutterzelle bildet Tetraden, die innerste Tetradenzelle bildet gewöhnlich einen normalen Embryosack.

Bei *D. pseudomezereum* und *D. Kiusiana* ist die Pollenbildung normal, auch der Embryosack wird hier normal ausgebildet, er enthält den Eiapparat, zwei Polkerne und dreißig oder mehr Antipodenzellen.

Daphne führt nach Strasburger (1909) eine typische Vierteilung ihrer Embryosackmutterzelle aus, wobei die Anordnung der vier Enkelzellen vielfach an eine Tetrade erinnert. Die innerste wird zum Embryosack.

Die Entwicklung des Embryosackes von *Daphne Blagayana* und *D. Laureola* schildert Strasburger (1884 und 1885).

Über anatomische Merkmale, z. B. den Obturator der *Thymelaeaceen*, berichtet Guérin (1915). Er teilt ferner mit, daß die Polkerne erst spät miteinander verschmelzen. Die Zahl der Antipoden ist stets höher als drei,

besonders hoch ist sie bei bestimmten Arten, z. B. bei *Thymelaea*, *Daphne*, *Dirca* usw.

Osawa (1913) beobachtete bei *D. odora* einige Samenanlagen, in denen die zwei mittelsten Makrosporen der Tetrade degeneriert waren, während sich die beiden anderen gleichmäßig entwickelten; in einem Falle zeigte hierbei die innerste Zeichen von Degeneration.

Bei *D. alpina* fand Strasburger (1909) Ähnliches.

Wikstroemia canescens. Strasburger (1909) gibt neun haploide Chromosomen an.

W. indica (L.) C. A. Mey. Winkler (1906) zählte 26 haploide Chromosomen, während Strasburger (1909) bei derselben Art 22 bis 29, vorzugsweise 26 fand.

Bei *W. indica* stellte Winkler (1904, 1906) Apogamie bzw. Parthenogenesis fest.

Die Mikrosporenentwicklung verläuft nur sehr selten normal, wobei eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Meistens treten schon vor oder während der Tetradenteilung Entwicklungsstörungen auf, die zur Desorganisation der Mikrosporen führen. Bei der Entwicklung der Makrospore ist bemerkenswert, daß die Makrosporenmutterzelle direkt, ohne eine Tetradenteilung einzugehen, zur Makrospore wird. Da mit der Tetradenteilung auch die Reduktionsteilung unterdrückt wird, sind die Kerne der Makrospore und des Gametophyten, den diese bei ihrer Keimung in durchaus typischer Ausbildung liefert, mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet. Diese kehrt dann auch in den Kernen des sich aus dem unbefruchteten Ei entwickelnden Embryos wieder. Es liegt also somatische Parthenogenesis nach der Terminologie Winklers vor.

Nach Strasburger (1909) teilt sich die Archesporzelle in Schichtzelle und Embryosackmutterzelle; diese wird aber nicht direkt zum Embryosack, sondern teilt sich in zwei, drei, selbst in vier Zellen, gewöhnlich jedoch nur in zwei.

Die Wurzelspitzen der Sämlinge von *W. indica* zeigten nach Strasburger (1910) meistens nur 28—30 gesonderte Chromosomen, was dadurch veranlaßt wird, daß zwei oder drei Chromosomen an den Enden verbunden bleiben. Die Anordnung der Chromosomen zu Paaren ist sehr deutlich. Diese paarige Anordnung ist auch in solchen Fällen deutlich, wo die Trennung der Chromosomen in den Prophasen unvollkommen bleibt.

Der sehr enge Griffelkanal bei *Wikstroemia* biegt in der Medianebene etwas nach innen ein, um auf die Mikropyle der Samenanlage zu treffen. Von seiner Mündungsstelle wachsen sich schlauchförmig streckende, auch Querwände aufweisende Zellen aus, um vereint einen trichterförmigen Obturator zu bilden, der, wie Winkler angibt, in die Mikropyle der Samenanlage bis zum Nuzellusscheitel vordringt, einzelne Schläuche auch zwischen Nuzellus und inneres Integument sowie zwischen die beiden Integumente entsendet, mit solchen selbst den Scheitel der Samenanlage von außen umfaßt. Während Winkler meint, es könne sich hierbei um eine Verschlußvorrichtung handeln, die in Beziehung zur Parthenogenese stehe, obgleich ein Obturator auch andern *Thymelaeaceen*, wie *Phalaria* und *Daphne*, zukomme, ist Strasburger der Ansicht, daß die Seitenwände der getrennten nach der Mikropyle hin divergierenden Zellen des Obturators für die hinabwachsenden Pollenschläuche der *Thymelaeaceen* sehr geeignete Leitungsbahnen darstellen.

Gnidia carinata besitzt nach Strasburger (1909) neun Chromosomen im Gametophyten. Es werden vier Makrosporen gebildet, deren innerste zum Embryosack wird.

Familie Elaeagnaceae.

Die *Elaeagnaceen* besitzen nach Servettaz (1909) in jeder Samenanlage eine Embryosackmutterzelle, die vier Makrosporen bildet. Das Endosperm bildet ein Chalazahaustorium, in welches die drei ausdauernden Antipodenzellen mit hineinbezogen werden. Der fadenförmige Proembryo besitzt einen kräftigen Suspensor.

Bei *Shepherdia canadensis* beschreibt Servettaz (1909) einen Fall, in dem sich zwei Makrosporentetraden nebeneinander entwickeln; es zeigen die unterste Makrospore der rechten und die oberste der linken Tetrade deutliche Keimungszeichen.

Familie Lythraceae.

Bemerkenswert ist die frühzeitige Verkümmerung der Antipoden, wodurch der reife Embryosack aus nur vier Kernen besteht. Der Embryosack bildet sich aus der innersten Makrospore.

Die *Lythraceen* schließen sich nach Tischler (1917) an die *Onagraceen* an und bilden in der Embryosackausbildung das phylogenetische Zwischenglied zwischen den *Onagraceen* und dem Normaltypus.

Lythrum salicaria. Die Entwicklungsgeschichte beschreibt Tischler (1917). Er gibt als wahrscheinliche Haploidchromosomenzahl 24 an. Die Chromosomen selbst zeigen sehr verschiedene Größe.

Das Normalschema für die Entstehung des Embryosackes ist folgendes: Von den Tetradenzellen befinden sich die oberen beiden frühzeitig in deutlicher Degeneration, aber noch mit gut erkennbarem Kern. Der Embryosack geht bei *Lythrum* aus der untersten Tetradenzelle hervor, nicht aus der obersten wie bei den *Onagraceen.* Die Größenverhältnisse der Kerne im vierkernigen Embryosack können wechseln; die Größe scheint von den jeweiligen Ernährungsverhältnissen abzuhängen. Mit der Streckung des Embryosackes tritt eine große Vaknole und eine polare Differenzierung auf. Ein neuer Teilungsschritt führt zur Achtzahl der Kerne. Aber während am Mikropylarende die üblichen drei Zellen sich aussondern, haben wir durchaus nicht immer mehr eine normale Antipodenformierung. Schon unmittelbar nach der Bildung der Kerne sehen wir hier zuweilen Größenunterschiede, die auf eine Verkümmerung einiger hinweisen. Oft finden wir sie sekundär zu einem Klumpen vereinigt, nachdem der eine der vier Kerne als Polkern sich von ihnen entfernt hat. Es kommt nicht immer zur Bildung besonders markierter Antipoden; die Kerne können schon vorher miteinander verschmelzen. An der Zahl der Nukleolen läßt sich die Zahl der verschmolzenen Kerne feststellen. Nicht selten fand sich auch die ganze Kernverteilung im Embryo gestört, so daß sich alle acht Kerne „am falschen Orte" befanden. Zu der Zeit, in der der Embryosack reif ist, sehen wir stets nur vier Kerne. Der primäre Endospermkern ist meist aus der Verschmelzung zweier Polkerne hervorgegangen, doch kann auch der eine Polkern vorher ausgeschaltet sein.

Nach Tischler (1918) findet die genotypische Verschiedenheit der ungleichgriffligen Individuen in der Chromosomengröße kaum einen entsprechenden Ausdruck. Im reifen Pollen der ungleichgriffligen Individuen

sind die Kerne bei gleicher Chromosomenzahl ziemlich gleich groß. Dagegen unterscheiden sich die Zellinhalte sehr in ihrer Größe. Der Pollen der kleinsten und mittleren Stamina ist gegenüber dem der größten als im Wachstum gehemmt aufzufassen. Die kleineren Pollenkörner und die kleineren und mittleren Stamina stellen im Vergleiche mit den längeren Hemmungsbildungen dar. Diese Hemmungen beruhen letztenfalls auf ungenügender Zufuhr von Wasser und Nährstoffen, da die Leitbündel in den kleineren Stamina erheblich schwächer ausgebildet sind als in den längeren. Auf der verschiedenen Zufuhr der Nahrungsstoffe beruht wahrscheinlich auch, daß die langgriffligen Individuen Fettpollen, die anderen Stärkepollen besitzen.

Cuphea Zinnapanii. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes schildert Jönsson (1881). Es werden vier Makrosporen gebildet; im reifen Embryosack sind die Antipoden degeneriert.

C. Jorullensis. Den Embryosack beschreibt Guignard (1882).

C. platycentra Lemaire und *C. cyanea* D. C. Tischler (1917) untersuchte bei beiden Arten den Embryosack; er fand im reifen Embryosack keine Antipoden mehr vor. Er schließt daraus, daß sich der Embryosack von *Cuphea* eng an den von *Lythrum* anschließt.

Familie Rhizophoraceae.

Archespor einzellig, vier Makrosporen, Endosperm nuklear.

Rhizophora mangle. Über die Embryologie berichtet Cook (1907). Nur eine von den vier Samenanlagen der Blüte wird befruchtet. Aus der Embryosackmutterzelle entstehen mehrere, wahrscheinlich vier, Tochterzellen. Bei der Bildung des Embryosacks wird das ganze Nuzellusgewebe resorbiert. Nach der Befruchtung wird auch das innere Integument verdrängt. Es bildet sich ein großes Endosperm.

Bruguiera eriopetala. Hier bildet das die vier an der Basis verwachsenen Keimblätter in dünner Lage umkleidende Endosperm nach Haberlandt (1893) zahlreiche wurzelhaarartige oder lappige Haustorien. Ihre Entwicklung geht folgendermaßen vor sich: Bei der Entwicklung der jungen Frucht wird das primäre Endosperm von den Keimblättern bis auf ganz vereinzelte, halblinsenförmige plasmareiche Zellen verdrängt, die der Oberfläche der Keimblätter dicht anliegen. Diese Endospermzellen entwickeln sich nun zu mehrzelligen, scheibenförmigen Endosperminseln weiter, die schließlich mit ihren Rändern mehr oder minder vollständig verschmelzen und ein- bis vielzellige Saugfortsätze in das sehr locker gebaute Parenchym des Integumentes hineinsenden. Nicht minder auffallend ist es, daß an zahlreichen Stellen einzelne Endospermzellen schlauchartige Fortsätze zwischen die Zellen der Keimblätter treiben, offenbar um eine möglichst innige Verbindung des Endosperms mit dem Keimling abzugeben.

Familie Alangiaceae.

Alangium Handelii Schnarf. Ein Integument, Embryosackentwicklung normal (Schnarf 1922). Integumenttapetum vorhanden. Das Leitbündel endigt nicht in der Chalaza, sondern umkreist in weitem Bogen den Embryosack und hört in der Nähe der Mikropyle mit einer kleinen Anschwellung auf. Der Embryosack ist anscheinend krassinuzellat. Nach Ansicht von Schnarf gehört *Alangium* wenn schon nicht zu den *Cornaceen*, so doch als selbständige Familie zu den *Umbelliflorен*. Leider fehlen Angaben, ob die Pollen dreikernig sind.

Familie Melastomataceae.

Archespor einzellig, vier Makrosporen, achtkerniger normaler Embryosack, zwei Integumente.

Tibouchina holosericea Baill. Tassi (1898) stellte fest, daß vier Makrosporen gebildet werden, von denen die innerste zu einem achtkernigen Embryosack wird. Die Antipoden zeigen einen unregelmäßigen Umriß und verschiedene Lagerung.

Centradenia floribunda. Einige Angaben über den Embryosack bringt Hofmeister (1858).

C. grandiflora. Der achtkernige Embryosack entwickelt sich normal; im reifen Embryosack sind die Antipoden degeneriert (Mellink 1880).

Bertolonia marmorata Naud. Nach Ruys (1925) ist die Haploidzahl 12. Embryosackentwicklung normal. Vier Makrosporen, die chalazale wird zum Embryosack.

Miconia racemosa Naud. Die Haploidzahl ist 12 (Ruys 1925). Embryosack normal, die Antipoden verschwinden kurz nach der Befruchtung. Einmal war die mikropylare Makrospore zum Embryosack geworden.

Triuranthera Winkleri Backer besitzt nach Ruys (1925) die Haploidzahl 24. Embryosackentwicklung normal.

Memeylon floribundum Blume und *M. edule* Roxb. Die Haploidzahl ist nach Ruys (1925) 12. Die Embryosackentwicklung ist normal.

Mouriria anomala. Ruys (1925) stellte als Haploidzahl 12 fest. Im Endosperm fanden sich die drei homologen Chromosomen zu Gruppen vereint. Embryosackentwicklung normal.

Bellucia grossularioides Triana. Normaler achtkerniger Embryosack, vier Makrosporen, die chalazale zum Embryosack.

Pterolepis glomerata Miq., *Nepsera aquatica* Naud., *Kibessia azurea* DC. Ruys (1925) beobachtete normale achtkernige Embryosäcke.

Monochaetum ensiferum Hook. Archespor einzellig, vier Makrosporen, gewöhnlich wird die chalazale Makrospore zum Embryosack. Dieser ist sehr lang und schmal, gebogen und enthält die normalen acht Kerne. Die Antipoden sind nicht als Zellen abgegrenzt. Die Endospermentwicklung ist nuklear (Ziegler 1925).

Tibouchina semidecandra Cogn., *Heeria rosea* Triana, *Dissotis plumosa* Hook. f. *D. segregatum*, *Medinilla venosa* Blume, *M. magnifica* Lindl., *Centradenia floribunda* Planch., *Miconia magnifica* Triana, *Bertolonia pubescens* Hort., *B. marmorata* Naud., *B. hybrida* Hort. verhalten sich wie *Monochaetum* (Ziegler 1925).

Familie Hydrocaryaceae.

Zwei Integumente, Archespor einzellig (wieviel Makrosporen?), Embryosack normal, achtkernig. Suspensorhaustorium.

Die jetzige Abtrennung der *Hydrocaryaceae* von den *Oenotheraceen* ist in der Hauptsache als durch die zytologischen Ergebnisse bewirkt anzusehen.

Trapa natans L. bildet im Gegensatz zu den *Oenotheraceen* einen normalen achtkernigen Embryosack aus (Gibelli und Ferrero 1891, Ishikawa 1918), doch gehen die Antipoden bald zugrunde. Die Suspensorbildung wird von Tison (1919) beschrieben. Der Suspensor erfährt eine riesige Ausbildung und bildet an der Ansatzstelle des Embryos zwei zungenförmige Fortsätze, von denen einer sich als Haustorium an den Nuzellusrest anlegt.

Familie Oenotheraceae (Onagraceae).

Von Werner (1914) wurden *Epilobium angustifolium*, *Circaea lutetiana*, *Fuchsia*, *Oenothera* (*biennis*, *Lamarckiana*, *rhizocarpa*, *tetraptera* und *coccinea*), *Clarkia* untersucht.

In der Embryonalentwicklung gleichen sich die beschriebenen *Onagraceen* fast genau und weichen ziemlich stark von dem normalen Typus der Angiospermen ab, und zwar in drei Hauptpunkten: 1. im Verhalten der Tetradenzellen, 2. in der Ausbildung des Embryosackes, 3. im Verhalten des Pollenschlauches. Bei den ersten beiden Eigentümlichkeiten verhalten sich die *Onagraceen* untereinander ganz gleich, bei der dritten aber, dem Verhalten des Pollenschlauches, zeigen sie große Verschiedenheiten.

Von den vier Tochterzellen der Embryosackmutterzelle entwickelt sich bei den *Onagraceen* die oberste der Tetradenzellen zum Embryosack, und die drei unteren Schwesterzellen bleiben, in allerdings veränderter Form, erhalten.

Die Entwicklung des Embryosackes aus der obersten Tetradenzelle wird von Geerts (1909) für *Oenothera Lamarckiana*, von Modilewski (1909) für *Epilobium angustifolium*, *Ep. Dodonaei*, *Oenothera biennis* und *Circaea lutetiana* angegeben.

Im Embryosack entstehen durch zweimalige Teilung vier Kerne, die dadurch, daß der Embryosack sich nach unten verlängert, alle in der oberen Hälfte des Embryosackes liegen, und zwar drei von ihnen, der Eikern und die Synergiden, ganz an der Mikropyle, und der vierte als Polkern ungefähr in der Mitte. Die Antipoden und der zweite Polkern fehlen ganz.

Unter den untersuchten *Onagraceen* weicht *Epilobium* in dem Verhalten seines Pollenschlauches am meisten von dem normalen Typus ab, und zwar in zwei Punkten: 1. wächst er nicht direkt zur Mikropyle, sondern vom Funikulus aus quer durch die Integumente zum Nuzellusscheitel. Er verhält sich aporogam, d. h. er schlägt einen Mittelweg zwischen Porogamie und Chalazogamie ein; 2. wächst er nicht sofort zum Embryosack und verschwindet nach der Befruchtung, sondern er treibt Fortsätze sowohl in die Integumente als in den Nuzellus und bleibt fest mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, ohne sogleich seinen reichen plasmatischen Inhalt zu verlieren.

Die Pollenschläuche von *Circaea*, *Clarkia* und *Oenothera* verhalten sich nicht ganz so außergewöhnlich wie die von *Epilobium*. Sie dringen in normaler Weise in die Mikropyle ein, während sie alle als gemeinsame Abweichung von den normalen Angiospermen mit dem wachsenden Embryo in Verbindung bleiben. In ihrem Verhalten auf dem Wege von der Mikropyle bis zum Embryosack zeigen sie Übergänge von dem Pollenschlauch von *Epilobium* mit seinen gut ausgebildeten Fortsätzen zu *Oenothera biennis*, der gerade und unverdickt zum Embryosack wächst. *Oenothera tetraptera*, *rhizocarpa* und *Lamarckiana* zeigen Ansätze zur Bildung von Armen. Sie füllen alle Lücken aus und drängen sich zwischen inneres und äußeres Integument. Der Pollenschlauch von *Clarkia* und *Circaea* schwillt nur noch auf dem Nuzellus kugelförmig an.

Gegen die Chalaza zu ist der Embryosack von den drei stark veränderten Tetradenzellen abgeschlossen. Nach Modilewski (1909) werden sie vom Embryosack sogleich verdrängt und sterben ab und sind nur bis zur beginnenden Entwicklung des Embryos und des Endosperms

sichtbar. Nach Werner behalten sie jedoch ihre ursprüngliche Größe oder wachsen sogar noch etwas, auch verschwinden sie erst zu einer Zeit, in der der Embryo schon ziemlich herangewachsen ist. Werner faßt sie daher als Vertreter der Antipoden auf, da sie wenigstens zum Teil bei der Leitung der Nährstoffe mitwirken.

Der Pollenschlauch hat bei *Epilobium* augenscheinlich die Funktion als Haustorium. So wird der Embryo nicht nur von der Chalazaseite in vielleicht unzureichender Weise, sondern auch von oben her durch den Pollenschlauch ernährt. Erst wenn der Samen ziemlich ausgebildet ist, wird der Zusammenhang mit dem Embryo gelöst. Der Pollenschlauch von *Circaea* und *Oenothera* zeigt in verschiedenen Abstufungen Ansätze zur Haustorienbildung. Bei *Oenothera rhizocarpa* und *tetraptera* schiebt er sich schon weit zwischen die Integumente vor, aber ohne richtig in sie einzudringen. Er hat aber auf seinem Wege zum Fruchtknoten viel Nährstoffe aufgenommen und bleibt eine Zeitlang mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, während er diese plastischen Stoffe allmählich an ihn abgibt.

Auf diese Weise wird als Ersatz für die fehlenden Antipoden für eine ausgiebige und schnelle Ernährung des Embryos gesorgt, einerseits ist die Ausbildung des Embryosackes vereinfacht und anderseits erhält er Nahrung von beiden Seiten.

Vierkernige Embryosäcke finden sich ferner bei *Ludwigia*, *Gaura*, *Godetia* und *Circaea*. Man muß daher in der Vierkernigkeit des Embryosackes einen Familiencharakter sehen und sollte daher *Trapa*, die einen achtkernigen Embryosack besitzt, von den *Onagraceen* abtrennen (Ishikawa 1918).

Von Täckholm (1915) wurden weitere Vertreter der *Onagraceen*, im besonderen Arten der Gattung *Jussieua*, *Boisduvalia*, *Clarkia*, *Epilobium*, zahlreiche *Godetia*- und *Fuchsia*-Arten untersucht, wobei zahlreiche Abweichungen von dem vierkernigen Embryosacktypus festgestellt wurden; doch war in all diesen Fällen die Vergrößerung der Kernzahl des Embryosackes sekundärer Natur, d. h. eine aus dem normalen vierkernigen Typus der Familie abzuleitende Erscheinung. Eine solche sekundäre Kernvermehrung kann nämlich verursacht werden durch Teilung des einzigen Polkernes des Embryosackes oder von Zellen des Eiapparates, ferner durch sekundäre Einverleibung des Kernes von einer oder mehreren Makrosporenzellen in den sich entwickelnden Embryosack. Übergangsstadien vom typisch vierkernigen Embryosacke der *Onagraceen* zum gewöhnlichen achtkernigen Embryosacktypus der Angiospermen sind Täckholm bei den untersuchten Vertretern der Familie nicht begegnet. Anhaltspunkte, aus welchen hervorgehen würde, wie sich die Reduktion der normalen Achtzahl der Kerne und die Ausbildung des vierkernigen Embryosackes dieser Familie vollzogen hat, fehlen also noch vollständig.

Außer der Ausbildung des vierkernigen Embryosackes sind auch noch diejenige eines größeren Komplexes sporogener Zellen, die Weiterentwicklung von mehr als nur einer Makrospore derselben Tetrade und der mesotrope Durchgang des Pollenschlauches verbreitete Merkmale in der Entwicklungsgeschichte der *Onagraceen*. Obschon jedes einzelne dieser Merkmale für sich in gewissen Fällen als primitiv angesehen werden kann, sind sie in ihrer Kombination bei den *Onagraceen* nach der Ansicht von Täckholm doch mit größter Wahrscheinlichkeit als später erworbene Eigenschaften anzusehen.

Epilobium angustifolium. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes wird von Werner (1914) beschrieben. Desgleichen von Modilewski (1909). Der Embryosack entwickelt sich aus der mikropylaren Makrospore. Der Pollenschlauch wächst aporogam und verzweigt sich auf dem Nuzellusscheitel.

Modilewski (1909) beobachtete einmal, daß die vier Kerne des Embryosackes ohne besondere Orientierung in der Mitte des Embryosackes lagen. Die Spermakerne hatten dabei nicht den Weg zu dem Ei gefunden, sondern sie lagen „hilflos" im geschlossenen Pollenschlauch am Mikropylarende. Ihre Gestalt war von der normalen abweichend geworden.

Ep. Dodonaei. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes beschreibt Modilewski (1909).

Ep. hirsutum. Die Embryosackentwicklung gleicht völlig der von *Ep. angustifolium* (Täckholm 1915).

Nach Håkansson (1924) werden bei der Teilung des primären Pollenkerns zwei Kerne frei im Zytoplasma gebildet, aber keine generative Zelle angelegt.

Der Bastard *Ep. hirsutum* × *montanum* hat diploid 34—36 Chromosomen. Beide Eltern haben die Haploidzahl 18.

Ep. parviflorum. Die Embryosackentwicklung erfolgt wie bei *Ep. angustifolium* (Schwemmle 1924).

Ep. roseum wie *Ep. angustifolium* (Schwemmle 1924).

Schwemmle (1924) untersuchte die reziproken Bastarde von *Epilobium parviflorum* und *roseum*; der genannte Bastard war vollständig steril, und zwar ist die Sterilität bedingt durch die Degeneration des normal gebildeten Embryosacks vor der Befruchtung.

Die drei untersuchten reziproken Bastarde, die mit verschiedenen *roseum*-Typen hergestellten *curvatum*-Formen = *Ep. roseum* × *parviflorum* verhielten sich sehr verschieden.

Bei *Ep. curvatum* 2006 verläuft die Bildung des Embryosacks sowie die Befruchtung durchaus normal. Degeneration tritt erst im weiteren Verlauf der Embryoentwicklung ein.

Bei *Ep. curvatum* 2008/2009 wird die Entwicklung von der Archesporzelle bis zum fertigen Embryosack in den verschiedensten Stadien gestört. Häufig wird die Ausbildung einer Archespor- bzw. Embryosackmutterzelle gänzlich unterdrückt. Vereinzelt läßt sich normale Befruchtung und Embryobildung feststellen.

Bei *Ep. curvatum* 1901 treten Embryosackmutterzellen nur ganz spärlich auf, ohne sich erheblich weiterzuentwickeln. Es kommt nicht mehr zur Bildung normaler Embryonen.

Michaelis (1925) fand bei *Ep. angustifolium*, *Dodonaei* und *Fleischeri* von der Sektion *Chamaenerion*, *Ep. luteum* von der Sektion *Chrysonerion*, *Ep. hirsutum*, *roseum* und *trigonum* von der Sektion *Lysimachion* sowie bei der neuseeländischen Art *Ep. Hectori* stets die Haploidzahl 18.

Verhältnismäßig häufig findet sich ein vielzelliges Archespor. Die benachbarten Embryosackmutterzellen zeigen ganz verschiedene Phasen der Teilung; nur vereinzelt entwickeln sich zwei Embryosackmutterzellen weiter.

Es gelingt nicht, zwischen den Sektionen *Chamaenerion* und *Lysimachion* Bastarde zu erhalten. Die Befruchtung erfolgt zwar normal, aber

die Embryonen sterben bald ab. Die reziprok verschiedenen Kreuzungen verhalten sich bei dieser Degeneration verschieden; auch treten adventivembryoähnliche Bildungen auf.

Bei der Kombination *Lysimachion* × *Chamaenerion* sind schon die ersten Teilungen des Embryos gestört; schließlich resultiert ein ganz ungegliederter Gewebekörper von 15—20 Zellen, der nun in der Entwicklung stehen bleibt. Es tritt zwar noch Kernteilung ein, aber eine Wandbildung unterbleibt, und die Embryozellen enthalten oft bis zu vier Kernen. Die Zellen sind relativ plasmaarm und die Kerne weniger stark färbbar. Endospermkerne finden sich selten, häufig teilt sich der sekundäre Embryosackkern überhaupt nicht. Dagegen werden einzelne Nuzelluszellen zu starkem Wachstum angeregt. Sie wölben sich, soweit sie am Embryosack liegen, weit in diesen vor und übertreffen dann oft den Embryo an Größe. Ihre Kerne sind stark vergrößert und wenig färbbar. Vielfach treten in diesen Zellen noch Teilungen ein, so daß zwei- bis achtzellige Gewebekörper in den Embryosack hineinragen; doch handelt es sich nicht um Adventivembryonen.

Bei den reziproken Kreuzungen entwickelt sich ein Teil der Samenanlagen normal weiter, jedoch auch diese degenerieren nach einiger Zeit.

Über den verschiedenen Grad der Pollensterilität bei reziprok verschiedenen *Epilobium*-Bastarden berichtet Oberreuter (1925). Die Pollensterilität ist in den reziproken Kreuzungen zwischen *Ep. parviflorum* einerseits und *Ep. montanum* bzw. *roseum* anderseits sehr verschieden ausgeprägt. Ist *Ep. parviflorum* Mutter, so kommt es nur noch zur Ausbildung weniger Pollenmutterzellen, ja oft gar nicht mehr zur Bildung normaler Lokuli. Tetradenbildung ist nur in ganz seltenen Ausnahmefällen festzustellen. Ganz anders in der reziproken Verbindung. Hier werden Pollenmutterzellen in ungefähr der normalen Anzahl und Anordnung ausgebildet; die Degeneration kommt erst in den Tetradenzellen zustande. Es ist von Interesse, daß hier, wie im weiblichen Geschlecht, sofern *Ep. parviflorum* Mutter ist, sehr häufig schon Ausfall der Archesporzellen festzustellen ist.

Oenothera. Die Gattung *Oenothera* zeichnet sich dadurch aus, daß in den Mutationen zum Teil verschiedene Chromosomenzahlen auftreten. Dies ist der Fall bei *Oenothera gigas* und *semigigas* sowie bei *Oenothera lata*, *semilata* und *incurvata* usw.

Eine Mut. *gigas* ist bei *Oe. Lamarckiana* und bei *Oe. pratincola* und *stenomeres* aufgetreten. Sie ist in allen Teilen kräftiger entwickelt als die jeweilige Mutterart, hat z. B. breitere Blätter, dickere Stengel usw. und behält ihre Eigenschaften bei Selbstbestäubung in den Tochtergenerationen konstant bei. Mit diesen Abänderungen der äußeren Merkmale geht Hand in Hand eine Verdoppelung der Chromosomenzahl. Bei allen drei Mutterarten beträgt die haploide Chromosomenzahl 7, die diploide 14; bei den drei *Gigas*-Mutanten sind die entsprechenden Zahlen 14 und 28. Sie führen also in den Kernen ihrer somatischen Zellen die tetraploide Chromosomenzahl.

Die Mut. *semigigas* ist bisher bei *Oe. Lamarckiana* und *biennis* entstanden. Sie ist habituell der *Gigas*-Form sehr ähnlich, hat aber in den somatischen Zellen Kerne mit 21 Chromosomen, also mit der triploiden Chromosomenzahl.

Die Mut. *lata* ist bis jetzt von *Oe. Lamarckiana* und *biennis* bekannt; aus ersterer ist sie öfters, aus letzterer nur einmal entstanden. Sie ist be-

sonders gekennzeichnet durch die an der Spitze breiten und abgerundeten Blattspreiten. Ihre diploide Chromosomenzahl beträgt 15, sie ist also um eine Einheit gegenüber der entsprechenden Zahl der Mutterart erhöht.

Das gleiche gilt auch für die aus *Oe. Lamarckiana* entstandene Mut. *semilata*, die der Mut. *lata* sehr ähnlich ist, aber die *lata*-Merkmale in weniger stark ausgeprägter Form besitzt. Auch sie hat die diploide Chromosomenzahl 15.

Die Mut. *incurvata* endlich wurde aus *Oe. Lamarckiana* erhalten; sie hat abgerundete Blattspitzen wie Mut. *lata*, aber nicht so breite Blätter wie diese. Ihre diploide Chromosomenzahl beträgt 15.

Es besteht nun die Frage, ob die Mutation auf der Änderung der Chromosomenzahl beruht, oder ob die Mutation Ursache für die Veränderung der Chromosomenzahl ist. Beide Auffassungen haben ihre Vertreter gefunden, die der zweiten Auffassung stützen sich vor allem darauf, daß, wie G e e r t s nachwies, *Gigas*-Typen auch mit nur 14 Chromosomen bekannt sind.

Oe. coccinea. Angaben über die Embryosackentwicklung finden sich bei W e r n e r (1914).

Oe. tetraptera. Über die Entwicklung des Embryosackes berichtet W e r n e r (1914).

Oe. rhizocarpa. Die Entwicklung des Embryosackes und das Verhalten des Pollenschlauches wird von W e r n e r (1914) beschrieben.

Oe. grandiflora hat nach D a v i s (1909) und *Oe. longiflora* nach B e e r (1905) sieben haploide Chromosomen. Ebenso besitzen *Oe. muricata*, *Oe. cruciata* Nutt. und *Oe. Millersii* nach S t o m p s (1912) bzw. R e n n e r (1914) 14 diploide Chromosomen.

Oe. pratincola bildet nach B a r t l e t t (1915) eine *Gigas*-Mutation mit der Haploidzahl 14.

Oe. stenomeres. Auch hier fand B a r t l e t t (1915) eine *Gigas*-Form mit der tetraploiden Chromosomenzahl der Mutterpflanzen. Also der Haploidzahl 14.

D a v i s (1909) untersuchte *Oe. grandiflora* Ait., eine gute amerikanische Art, und studierte besonders die Synapsis. Obwohl er aus theoretischen Gründen der side-by-side-Theorie zuneigt, sprechen seine Befunde für die end-to-end-Theorie von F a r m e r und M o o r e.

Oe. longiflora besitzt nach B e e r (1905) sieben Chromosomen in der haploiden Generation. In jungen Pollenkörnern wurden öfters Zwergkerne beobachtet. Es entwickeln sich viele Pollenkörner nicht weiter, was B e e r auf Materialmangel in den Tapetenzellen zurückführen möchte.

Die Reduktionsteilung von *Oe. rubrinervis* untersuchte G a t e s (1908). Manchmal findet in der Synapsis keine Paarung der homologen Chromosomen statt, und infolgedessen treten die ungepaarten Chromosomen eines Paares gelegentlich in denselben Tochterkern ein, während sie in dem anderen Tochterkern fehlen. Das Verhalten dürfte für die Variationen von Bedeutung sein.

Die Entwicklung des Embryosacks von *Oe. rubrinervis* ist nach O'N e a l (1923) vollkommen gleich der der anderen *Oenotheren*. Eine Archesporzelle, eine Deckzelle, eine Embryosackmutterzelle, vier Makrosporen, fast stets die äußerste zum vierkernigen Embryosack.

Oe. rubricalyx × *Hewettii.* Die F_1-Generation zeigte nach G a t e s (1923) zwei Mutanten mit der Diploidzahl 15 statt 14. Dies kommt wahr-

scheinlich durch Nichtauseinanderweichen der Chromosomen in der heterotypischen Teilung, so daß zwei Pollenkörner acht und zwei sechs Chromosomen erhalten. In der Diakinese der heterotypischen Teilung treten fünf Ringchromosomen auf, von denen das eine das neuentstandene ist. Dies ist also ein Zeichen von starker Anziehung, nicht von Homozygotie, wie angenommen wurde.

Oe. rubricalyx (diploid) × *Oe. gigas* (tetraploid). Es wurde von Gates (1923) eine Pflanze erhalten, die in ihren Charakteren zwischen den Eltern stand. Es fand in den Nebenästen vegetative Aufspaltung, wohl bedingt durch den Verlust von Chromosomen, statt. In der heterotypischen Teilung gehen von den 21 Chromosomen oft mehrere verloren, so daß nur sieben erhalten bleiben. Die homöotypische Teilung verläuft normal. Im Gegensatz zu diesem Bastard findet bei der triploiden *Oe. lata* × *Oe. gigas* nur unregelmäßige Verteilung der Chromosomen statt; es gehen aber keine Chromosomen verloren.

Über die *Gigas*-Pflanzen aus den Kulturen Heribert-Nilssons berichtet Håkansson (1924). Die Diploidzahlen schwankten zwischen 28 und 32. Eine *Gigas*-Pflanze zeigte merkwürdigerweise die normale Diploidzahl 14.

Über *Oe. nutans* und *Oe. pycnocarpa* (diese beiden Arten wurden früher zu *Oe. biennis* gerechnet) sowie deren Bastarde berichtet Ishikawa (1918). Der Embryosack entwickelt sich entweder aus der mikropylaren oder aus der chalazalen Makrospore. Manchmal entwickeln sich diese beiden Makrosporen gleichzeitig zu vollständigen Embryosäcken. Der Embryosack ist vierkernig, die Antipoden und ein Polkern fehlen. Der Spermakern ist in einer Plasmahülle eingeschlossen, bis er die Eizelle erreicht. Der zweite Spermakern kopuliert mit dem Polkern, so daß das Endosperm diploide Kerne besitzt.

Vierkernige Embryosäcke haben ferner *Ludwigia*, *Gaura*, *Godetia*, *Circaea*.

Oe. biennis. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes beschreibt Modilewski (1909) und Werner (1914).

Für *Oe. biennis* gibt Gates (1909) und Davis (1910) sieben haploide Chromosomen an.

Davis (1910) machte die interessante Beobachtung, daß der Embryosack sich meistens aus der untersten Makrospore (d. h. der von der Mikropyle am entferntesten liegenden) entwickelt, obgleich er auch oft aus der oberen entsteht; während Geerts (1909) für *Oe. Lamarckiana* festgestellt hatte, daß die Embryosackentwicklung stets aus der mikropylaren Makrospore erfolge. Davis tritt für eine Metasyndese bei der Reduktionsteilung ein.

Oe. biennis var. *lata*. Gates (1912) zählte im allgemeinen 15 diploide Chromosomen, aber es fanden sich auch Schwankungen in der Chromosomenzahl. Möglicherweise sind daher die Charaktere von *Oe. lata* an das Vorhandensein eines Extrachromosoms gebunden. Einige Male glaubt Gates auch heterotype Teilungen in vegetativen Zellen beobachtet zu haben, d. h. hier lagen dann die Chromosomen je zwei und zwei zu bivalenten Gebilden vereinigt, und die Teilung würde nur die Paarlinge ohne echte Längsspaltung voneinander getrennt haben. Ein direkter Beweis hierfür wird allerdings nicht erbracht.

Gates und Thomas (1914) ermittelten an dem verschiedensten Material von *Oe. lata*, das sie bekommen konnten aus Schweden, Ungarn,

Spanien, England usw. sowie auch von Kreuzungen, z. B. *Oe. Lamarckiana* mut. *rubricalyx* × *Oe. grandiflora*, endlich von Individuen, die von der doch sicher als guten Art angesehenen *Oe. biennis* herstammten, stets die Diploidzahl 15. Daraus sind die Verfasser wohl berechtigt zu schließen, daß alle Individuen mit „*lata*-Charakteren" diese Chromosomenzahl besitzen, die somit gegenüber der Norm ein „überzähliges" Chromosom besitzt. Entstanden dürfte die 15-Zahl dadurch sein, daß bei der heterotypen Mitose einer *Oe. Lamarckiana*-Sporenmutterzelle nicht 7 und 7, sondern 8 und 6 Chromosomen an die Spindelpole gingen. Wenn dann eine Geschlechtszelle mit 8 Chromosomen mit einer normalen, 7 Chromosomen enthaltenden, im Befruchtungsakte zusammenkommen würde, so wäre die Basis für eine neue Spezies mit 15 Chromosomen gelegt. Eine Konsequenz davon müßte sein, daß diese nicht konstant bleibt, denn bei der Reduktionsteilung müßten Geschlechtszellen mit 8 und solche mit 7 Chromosomen entstehen. Das ist auch in der Tat der Fall bei *Oe. lata*, und die Verfasser weisen darauf hin, wie auch die von de Vries beschriebene „*semilata*" die gleiche Chromosomenzahl 15 besitzt und dementsprechend inkonstant ist.

In eingehender zytologischer Arbeit zeigen die Verfasser, wie immer das geschilderte „äußere Merkmal" des *lata*- oder *semilata*-Habitus und die Chromosomenzahl korrespondieren. Wir dürfen daraus also wohl den gesicherten Schluß ziehen, daß das kein Zufall ist. Die Verfasser führen uns auch noch genauer eine Anzahl von Unregelmäßigkeiten bei den Reduktionsteilungen vor, die eine weitere abnorme Chromosomenverteilung veranlassen und vielleicht als Ausgangspunkte neuer „Mutationen" dienen könnten. Doch scheint das selten genug realisiert zu werden, denn die meisten so entstandenen Tetradenkerne degenerieren, weil die Bedingungen für eine harmonische Gesamtkonstitution ungünstig sind.

Von Dougal (1911) wurden verschiedene Salzlösungen in den Fruchtknoten von *Oe. biennis* injiziert, und hierdurch sollen erbliche Veränderungen in der Blattform erzielt sein. Ähnliche Versuche bei anderen *Oenotheren* stellte Firth (1911) an und schildert ebenfalls positive Ergebnisse. Inwieweit die Ergebnisse von Dauer waren, bleibt abzuwarten; zu berücksichtigen ist ferner, daß die *Oenotheren* von selbst außerordentlich mutationsfähig sind.

Oe. biennis mut. *gigas*. Stomps (1925) beobachtete in einer reinen Linie von *Oe. biennis* bei Kreuzung dieser mit ihrer Mutation *Cruciata* eine tetraploide Gigasmutante. Die Pollenkörner sind, wie bei der Gigasmutante von *Oe. Lamarckiana* vier- oder fünfeckig, die Chromosomenzahl betrug 28. Wahrscheinlich beruht die Entstehung dieser Mutante auf einer Wiederherstellung der Diploidzahl nach der Reduktionsteilung vor der Befruchtung. Bei Kreuzungen verhält sich die Gigasmutante von *Oe. biennis* ganz ähnlich der von *Oe. Lamarckiana*.

Oe. biennis var. *semigigas* besitzt nach Stomps (1912, 1914) 21 Chromosomen in der diploiden Generation.

Oe. Lamarckiana. Die Entwicklung des Embryosackes aus der obersten Makrospore wird von Geerts (1909) und Werner (1914) beschrieben.

Geerts (1907), Gates (1907) und Lutz (1907) geben sieben haploide Chromosomen an. Auch die Mutanten *rubrinervis*, *nanella*, *laevifolia*, *oblonga* und *albida* haben nach Gates (1908, 1909) und Lutz (1908) die Haploidzahl 7.

Nach Geerts (1908 und 1909) bildet sich der Embryosack aus der

obersten der vier Makrosporen. Der Embryosack ist vierkernig, von den Samenanlagen sind nur 50 % fertil. Auch die Hälfte der Pollenkörner ist steril. Von jeder Tetrade degenerieren nach den allotypischen Teilungen zwei Pollenkörner. Die Doppelbefruchtung ist normal.

In den sterilen Samenanlagen fand Geerts (1909) niemals einen Pollenschlauch, während in fast allen fertilen Samenanlagen desselben Präparates ein vordringender Schlauch gesehen wurde, woraus sich ergibt, daß der Richtungsreiz auf die Pollenschläuche hier von den Elementen des reifen Embryosackes abhängig ist.

Leclerc du Sablon (1910) ist der Meinung, daß *Oe. Lamarckiana* ein Bastard ist und daß die Mutationen durch Aufspaltung der Bastardmerkmale zu erklären seien.

Auch Davis (1911) hält *Oe. Lamarckiana* für einen Bastard, und zwar zwischen *Oe. biennis* und *grandiflora*. Die Bastardnatur von *Oe. Lamarckiana* wurde ferner von Renner (1914) unzweifelhaft nachgewiesen.

Haberlandt (1921) gelang es, durch Wundreiz Nuzellarembryonie, parthenogenetisches (haploides) Endosperm sowie Anfänge parthenogenetischer Embryobildung zu erzielen.

Firth (1911) injizierte verschiedene Salzlösungen in den Fruchtknoten und will dadurch erbliche Abweichungen erhalten haben. Doch dürften diese Ergebnisse mit Vorsicht zu bewerten sein, da es sich um einen Bastard handelt und außerdem eine außerordentliche Mutationsfähigkeit vorliegt. Anderseits zeigen die Versuche aber, daß *Oe. Lamarckiana* eine gewisse Labilität in ihren Erbeinheiten besitzt, die sie vielleicht zu einer geeigneten Versuchspflanze für die Physiologie des Kerns machen.

Oe. lata ♀ × *Lamarckiana* ♂ liefern in F_1 15—25 % *Oe. lata* und 75 bis 85 % *Oe. Lamarckiana*, die beide je der gleichnamigen Elternart durchaus gleichen.

Für *Oe. lata hybrida* trifft dies auch hinsichtlich der Chromosomenzahl zu, während *Oe. Lamarckiana hybrida* merkwürdigerweise 20—21 Chromosomen in den vegetativen Kernen besitzt. Gates (1907) glaubt, daß alle Eizellen von *Oe. lata* die diploide Chromosomenzahl besitzen und ohne Befruchtung, also bei somatischer Parthenogenesis *Oe. lata*-Pflanzen mit 14 Chromosomen, mit Befruchtung jedoch *Oe. Lamarckiana*-Pflanzen mit 21 Chromosomen liefern. Bei *Oe. lata hybrida* wird kein reifer Pollen ausgebildet. Bei der Tetradenteilung, die gewöhnlich noch stattfindet, werden zahlreiche Zwergkerne gebildet. Aus dem Vorkommen derartiger Teilkerne bei zahlreichen Hybriden schließt Gates, daß alle Pflanzen, bei denen sich Karyomeren bei der Pollenbildung finden, so auch *Hemerocallis fulva*, Hybriden seien.

Oe. Lamarckiana var. *lata*. Lutz (1909, 1912) fand 15 Chromosomen in der diploiden Generation. Gates (1909) stellte in einem Fall nach Kastration Embryobildung fest und schließt daher auf Apogamie, da die Antheren der Amsterdamer *lata*-Kulturen ständig steril sind.

Der Bastard von *Oe. Lamarck.* var. *lata* × *gigas* besitzt nach Lutz (1912) 22 Chromosomen in der diploiden Generation. Doch wurden bei zwei von 52 Pflanzen stets nur 15 Chromosomen gefunden; dies läßt sich dadurch erklären, daß hier die diploide Chromosomenzahl von *Gigas* nur 14 statt 28 war, so daß es sich um eine univalente Rasse von *Gigas* handelte.

Oe. Lamarckiana var. *semilata*. Gates und Thomas (1914) fanden 15 Chromosomen in der diploiden Generation.

Oe. Lamarckiana var. *gigas* besitzt nach Lutz (1907) und Gates (1908, 1909) 14 haploide Chromosomen. Bei derselben Art, die jedoch schmalblätteriger als der Typus war, fand Gates (1913) anscheinend weniger als 28 Chromosomen in der diploiden Generation, meistens nur 27. Bei der Reduktionsteilung in den Mikrosporen finden sich häufig die gleichen Unregelmäßigkeiten wie bei Bastarden (Gates 1911). Öfters wanderten nach Gates (1911) einige Kerne im Synapsisstadium zur Wand hinüber und ließen durch die breiten Plasmodesmen einen Teil ihres Inhaltes in die Nachbarzellen übertreten. Das Chromatin wird hier zunächst zu scheinbar strukturloser Masse, bald sieht man aber auch Kernsaft und Kernmembran darum, und der chromatische Inhalt lockert sich zu spiremartigen Gebilden auf, so daß man scheinbar ganz normale kleine Kerne vor sich hat. Gates nennt sie „Pseudonuklei". Den Vorgang des Übertritts der Kerne und deren schließliche Lösung im Nachbarplasma nennt er „Zytomixis". Auch bei *Oe. biennis* wurde ein Gleiches beobachtet. Es sei hier auf ganz ähnliche Beobachtungen von Digby bei *Galtonia* (1909) hingewiesen.

Davis (1911), der gleichzeitig seine Untersuchungen veröffentlichte, berichtet über eine „Zytomixis" nichts, so daß wohl anzunehmen ist, daß es sich bei Gates um einen Fehler des Untersuchungsmaterials gehandelt hat.

Gates (1909) nimmt an, daß die *Gigas*-Form dadurch entstanden ist, daß nach der Befruchtung die Eizelle wohl eine Chromosomensegmentierung, aber keine Zellteilung ausgeführt hat. Doch gibt er später (1913) die Erklärung, daß es sich hier wahrscheinlich um die apogame Entwicklung einer didiploiden Eizelle handele.

Gates (1909) untersuchte das Verhalten der Chromosomen von *Oe. lata* × *gigas*; dieser Bastard hat 21 Chromosomen, und zwar 7 mütterliche und 14 väterliche. Bei einem Individuum fanden sich nur 20 Chromosomen. Bei der Reduktionsteilung trennen sich die Chromosomen so, daß die eine Hälfte der Keimzellen 10, die andere Hälfte 11 erhalten. Bei der Pflanze mit 20 Chromosomen gehen an jeden Pol 10 Chromosomen. Daraus schließt Gates, daß hier keine Paarung homologer Chromosomen stattfindet. Doch werden wir sehen, daß dies, wie Geerts (1911) nachwies, doch der Fall ist.

Gelegentlich wandert ein Chromosom an den unrechten Pol, so daß in Pflanzen mit 21 Chromosomen wenige Keimzellen 9 oder 12 Chromosomen besitzen, während bei der 20chromosomigen Pflanze 9 oder 11 Chromosomen sich finden können.

Gates glaubt auf Grund seiner Untersuchungen, daß die Reduktion der Chromosomen sowohl durch side-by-side- als auch durch eine end-to-end-Kopulation erfolgen kann.

Endlich ist hervorzuheben, daß Gates das Verhalten der Chromosomen als Ursache der Mutation von *Oe. Lamarckiana* ansieht.

Geerts (1911) untersuchte einige Bastarde von *Oe. gigas*, nämlich *Oe. Lamarckiana* × *gigas*, die eine konstante, zwischen den beiden Eltern die Mitte haltende Rasse bilden, und *Oe. lata* × *gigas*, deren Individuen zur Hälfte die Merkmale beider Eltern in sich vereinigen, zur Hälfte den Bastarden zwischen *Oe. Lamarckiana* × *gigas* gleichen. In den vegetativen Kernen der Bastarde fanden sich 21 Chromosomen, davon sind 14 zu Paaren geordnet und 7 einzeln. Bei der Reduktionsteilung trennen sich die in den

7 Paaren vereinigten Chromosomen voneinander, während von den 7 freien 4 dem einen und 3 dem andern Pol zustreben. Die freien Chromosomen zeigen keine deutliche Längsspaltung, oft erreichen sie die Pole nicht, oft können sie auch in die zweite Teilung eintreten, oder sie können zurückbleiben und Zwergkerne bilden. Jedenfalls bleiben schließlich nur noch 7 Chromosomen übrig, und folglich führt die F_2-Generation in ihren vegetativen Kernen wiederum 14 Chromosomen.

Die von Gates stammende Anschauung, daß das Anwachsen der Kerne und der Zelle bei *Oe. gigas* nur eine Folge der Verdoppelung der Chromosomen sei, erweist sich als unrichtig, da ja die 21 Chromosomen führende F_1-Generation der untersuchten Bastarde von der F_2-Generation, die nur 14 Chromosomen hat, äußerlich gar nicht verschieden ist.

Eine Kreuzung von *Oe. Lamarckiana gigas* × *Oe. atrovirens* hatte nach Stomps (1916) in der ersten Generation 28 Chromosomen, sah aber genau aus wie die 21 Chromosomen führenden Bastardindividuen von *Oe. gigas* × *Oe. atrovirens*.

Oe. Lamarckiana var. *semigigas* (= *Lamarck.* × *gigas*) hat nach Stomps (1912) 21 diploide Chromosomen.

Nach Boedijn (1926) wechselt in den Nachkommen von *Oe. semigigas* die Zahl der Chromosomen zwischen 14 und 21. Diejenigen, welche 14 oder 15 Chromosomen enthalten, erzeugen Rassen, in denen sich diese Zahl regelmäßig wiederholt. Mutanten mit 16 oder 17 Chromosomen kehren aber nach Selbstbefruchtung zu den Zahlen 14 und 15 zurück. Diese höheren Zahlen sind also nur vorübergehende Erscheinungen.

Oe. pulla, eine neue Mutante, verhält sich nach Boedijn (1926) sowohl nach Selbstbefruchtung wie in ihren Kreuzungen wie eine dimorphe Rasse; sie spaltet alljährlich in *pulla* und *Lamarckiana*. Sie vererbt ihre Merkmale nicht durch ihren Pollen.

Die Nachkommen von *Oe. semigigas* × *decipiens* verhalten sich in bezug auf ihre Typen und auf die Anzahl ihrer Chromosomen in derselben Weise wie jene von *Oe. semigigas* × (*biennis* × *Lamarckiana*) *velutina*.

Der prozentische Gehalt des Blütenstaubes an sterilen Körnern ist unabhängig von der Anzahl der Chromosomen (15, 16 oder 17) und erreicht zumeist etwa 60 %, also ebensoviel wie bei den älteren trisomen Rassen, aber mehr als bei der Mutterart (40 %).

Im Pollen von *Oe. Lamarckiana* kann man nach Boedijn (1925) deutlich zwei Typen unterscheiden, einen größeren und einen kleineren. Beide Arten kommen in gleicher Menge vor und vertreten die *laeta*- und *velutina*-Gameten im Pollen. Der kleinere Pollentypus stellt die *velutina*-Form dar. Der sterile Pollen kommt durch unregelmäßige Verteilung der *laeta*- und *velutina*-Chromosomen zustande.

Es ist noch hervorzuheben, daß Boedijn bei *Oenothera* als einziger für Parasyndese eintritt.

Über die Beziehungen der verschiedenen Mutanten zu den einzelnen Chromosomen von *Oenothera* finden sich nähere Angaben in dem Kapitel „Biologische Analyse und Synthese des Kerns".

Nachdem es gelungen war, die 14chromosomigen Mutanten in sieben Gruppen zu zerlegen, wurden Kreuzungen mit verschiedenen triploiden Formen angestellt. Diese zeigten, soweit sie lebensfähig waren, vorwiegend Chromosomenzahlen von 14—17. Die 15chromosomigen ließen sich morphologisch ohne Schwierigkeiten in eine der bisherigen Gruppen unterbringen

mit Ausnahme einer Form (*Oe. pulla*), für welche angenommen wird, daß sie durch Verdoppelung des Zentralchromosoms entstanden ist.

In einer weiteren Arbeit bespricht de Vries (1925) die Chromosomenverhältnisse und die Gruppeneinteilung der *Oenothera*-Mutanten und geht besonders auf die Sterblichkeit in den Mutationsgruppen ein.

Oe. Lamarckiana var. *incurvata* wurde von Gates (1915) erhalten. Die diploide Chromosomenzahl beträgt 15.

Nicht alle 28chromosomigen Mutanten von *Oe. Lamarckiana* zeigen nach Boedyn (1924) den Typus von *Oe. gigas*, z. B. *Deuterogigas* (Boedijn). Die Gestalt von *Oe. gigas* ist also nicht die Folge der Chromosomenverdoppelung. Die heterogame *Oe. Lamarckiana* mut. *lata* hat 29 Chromosomen. Nicht die Form, sondern die Größe der Pollenkörner ist ein zuverlässiges Merkmal für den mutmaßlichen Gehalt an Chromosomen.

Die Bastarde *Oe. muricata* ♀ × *Oe. biennis* ♂ und *Oe. biennis* ♀ × *Oe. muricata* ♂ sind nach de Vries patroklin, d. h. sie ähneln dem Vater und zeigen nur in Einzelheiten mütterlichen Einschlag. Goldschmidt (1912) untersuchte nun zytologisch den Bastard *Oe. biennis* ♀ × *Oe. muricata* ♂. Er bringt Bilder, die das Zugrundegehen des Eikerns demonstrieren sollen, dann ein Zweizellenstadium eines Embryos, wo in der einen Zelle neben dem Kern schwarze Körnchen liegen, die einen zugrunde gegangenen Kern darstellen sollen. Die Teilungen des Bastardembryos zeigen auch nur 7 Chromosomen, also die haploide Anzahl. Ein weiteres Bild zeigt in zwei nebeneinandergestellten Figuren, daß die Zellen des Bastardembryos nur halb so groß wie die eines *biennis*-Embryos sind, wodurch gleichfalls ein Schluß auf die geringere Chromosomenzahl gestattet ist. Auch die Form der Chromosomen ähnelt mehr denen von *muricata*. In den Teilungen der Endospermkerne wurden bald 7, bald 14, bald unzählbar viele Chromosomen festgestellt.

Eine Nachprüfung dieser Ergebnisse und weitere Ausdehnung der Untersuchungen lieferte Renner (1914).

Wurde *Oe. biennis* und *Oe. muricata* mit arteigenem Pollen bestäubt, so zeigten die Embryonen 14 Chromosomen, wie auch Goldschmidt schon mitgeteilt hatte.

Renner fand nun im Gegensatz zu Goldschmidt, daß beim Embryo wie beim Endosperm von *Oe. biennis* ♀ × *muricata* ♂ 14 Chromosomen auftreten und daß eine normale „doppelte" Befruchtung stattfindet.

Die gleichen Verhältnisse fanden sich auch bei *Oe. muricata* ♀ × *biennis* ♂, doch liefert diese Kreuzung kranke Embryonen und Endosperme, die beide sehr früh in der Entwicklung stehen bleiben. Die Nuzelluszellen, die an den Chalazapol des Embryosackes angrenzen, wachsen mitunter beträchtlich heran, was in gesunden Samen nie beobachtet wurde.

Ferner fand normale Befruchtung statt bei *Oe. biennis* ♀ × *Lamarckiana* ♂ und *Oe. Lamarckiana* ♀ × *biennis* ♂. Hiervon gibt die erste Keruzung lauter gesunde Samen, die zweite zur Hälfte kranke Samen.

Die Kreuzung von *Oe. muricata* ♀ × *Lamarckiana* ♂ ergab Samen, die wie bei der Kreuzung mit *Oe. biennis* alle kranke Embryonen enthielten.

Die homozygotischen *Oe. Hookeri* und der isogam-heterozygotischen *Oe. Lamarckiana* geht nach Renner (1921) der Embryosack immer aus der obersten Makrospore hervor. Bei *Oe. Lamarckiana* müssen die oberste und die unterste Makrospore immer genotypisch verschieden sein, die eine den *gaudens*-, die andere den *velans* -Komplex darstellen usw.

Goldschmidt (1916) stellte Untersuchungen über die Merogonie der *Oenothera*-Bastarde an. Das Material stammte her von Bastardierungen, welche Shull zwischen *Oe. atrovirens*, Shull und Bartlett und *Oe. venosa* Shull und Bartlett angefertigt hatte. Während die reziproken Bastarde gar nicht identisch aussehen, sollte die Kreuzung der Reziproken völlige Eliminierung der einen Eltern geben.

Die zytologischen Untersuchungen ergaben nun Stadien in der ersten Teilung des Embryos mit Besonderheiten, welche es ihm sehr wahrscheinlich machen, daß hier eine Chromatinelimination stattfindet, die denn im Endeffekt das gleiche wäre wie eine Merogonie. Goldschmidt deutet seine Bilder so: In der Telophase der ersten embryonalen Teilung tritt eine Trennung der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen ein, wie dies bekanntlich ja auch bei gewissen Seeigelbastarden stattfindet. Und dann wird bei der Kernrekonstruktion das mütterliche Chromatin dem Untergang geweiht. Der Vorgang findet nur in der Embryozelle, nicht in der Fußzelle statt. Die Merogonie dieser Bastarde wäre also eigentlich nichts anderes als die wohlbekannte Chromatinelimination patrokliner und matrokliner Seeigelbastarde.

Oehlkers (1926) kommt auf Grund der faktoriellen Analyse der Kreuzungen mit *Oe. strigosa* ♂ zu dem Resultat, daß Koppelung mit Letalfaktoren im Sinne von Müller und Shull nicht zur Erklärung ausreicht. Bei der zytologischen Untersuchung einiger spontaner Arten und Bastarde fand er, daß *Oe. suaveolens Cockerelli* und *strigosa* in den Stadien später Diakinese und der Metaphase verkettete Chromosomen besitzen; auch *Oe. (suaveolens × strigosa) albata* hat in den gleichen Stadien verkettete Chromosomen, während *Oe. (suaveolens × strigosa) flava* sieben Gemini besitzt. Da hohe Spaltungsfähigkeit des Bastards und freie Gemini auf der einen Seite, eingeschränktes Spaltungsvermögen — relative Konstanz — und verkettete Chromosomen auf der anderen Seite miteinander parallel gehen, so nimmt er an, daß beide Erscheinungen ursächlich zusammenhängen und in der abweichenden Zytologie ein weiterer Grund für das abweichende genetische Verhalten der *Oenotheren* zu erblicken ist.

Eine Zusammenfassung der chromosomalen Grundlagen der Entstehung der *Oenotheren*-Mutanten bringt Lehmann (1917, 1920, 1921). Zum Teil ist das *Oenothera*-Problem auch schon im Kapitel „Die biologische Analyse und Synthese des Kerns" besprochen. Ganz besonders sei auch noch auf das Sammelreferat von Oehlkers (1924) hingewiesen. Ich muß es mir versagen, im Rahmen dieses Buches das *Oenothera*-Problem einigermaßen vollständig zu erörtern, im besonderen, weil die meisten Forschungen auf diesem Gebiete noch sehr in Fluß sind und eine abschließende Darstellung daher vorläufig nicht in Frage kommen kann.

Fuchsia. Werner (1914) beschreibt die Entwicklung des Embryosackes. McAvoy (1912) berichtet über die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen. Die haploide Chromosomenzahl ist 14. Warth (1923) gibt jedoch als Haploidzahl 11 und 22 an.

Über die Tapetenzellen in den Antheren berichtet Bonnet (1912).

Fuchsia speciosa. McAvoy (1912) gibt die Haploidzahl 14 an.

Wille (1886) fand bei *Fuchsia*, daß sich die Pollenkörner durch nachträgliche Teilung vermehren können, so daß aus einer Pollenmutterzelle eine größere Anzahl Pollenkörner entstehen können. Beer (1907) zeigt jedoch, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie Juel bei *Hemerocallis*

geschildert hat, daß nämlich irreguläre Kernteilungen eine größere Anzahl Tochterkerne liefern. Diese Unregelmäßigkeiten kommen jedoch nur bei der heterotypischen Teilung vor, während sie bei den homöotypischen nicht beobachtet wurden.

Beer (1921) untersuchte das Auftreten von überzähligen Pollenkörnern aus einer Pollenmutterzelle und stellte fest, daß dies infolge Kleinkernbildung aus abgeirrten Chromosomen stattfindet und vor allem bei *Fuchsia*-Hybriden vorkommt, ferner bei *F. globosa*, *F. corallina* usw. Er stellt dann eine Liste von Formen mit unregelmäßiger Pollenentwicklung oder nur sterilem Pollen auf, die 12 Nummern umfaßt, ferner solcher mit normaler Pollenentwicklung (18 Nummern). Während reine Arten, z. B. *Fuchsia arborescens* eine große Menge steriler Pollen besitzt, sind die Pollen z. B. von *F. pumila* × *F. alpestris* ganz normal und fruchtbar.

Warth (1923) untersuchte die Pollen einiger *Fuchsia*-Arten, die sich dadurch unterschieden, daß sie entweder zwei oder drei oder vier Austrittsstellen für die Pollenschläuche besitzen, und stellte fest, daß hier ebenfalls wie bei *Oenothera* direkte Beziehungen zur Chromosomenzahl vorliegen.

F. corymbiflora R. et Pav. hat zwei Austrittsstellen und die Haploidzahl 11.

F. coccinea Ait. besitzt drei Austrittsstellen und die Haploidzahl 22.

Fuchsia-Bastard „Dollarprinzessin" mit sehr unregelmäßiger Pollenbildung, ab und zu aber auch mit regelmäßig ausgebildeten vierlappigen Pollen, zeigt weit mehr Chromosomen, deren Zahl aber noch nicht einwandfrei festgestellt werden konnte.

Lopezia coronata Andr. Die Embryosackentwicklung erfolgt nach Täckholm (1915) nach dem gleichen Schema, wie es für die bisher untersuchten *Oenotheraceen* beschrieben ist. Bisweilen kommt ein mehrzelliges Archespor vor. Die oberste der vier Makrosporen entwickelt sich zu einem vierkernigen Embryosack. Auch die zweite Makrospore behält längere Zeit ein frisches Aussehen. Ihr Kern teilt sich gelegentlich.

Godetia. G. amoena und *G. Whitneyi* haben nach Håkansson (1925) die Haploidzahl 7; *G. lepida* hat 21 Chromosomen in der Haploidgeneration, ist also eine hexaploide Art. *G. Bottae* hat 9 Chromosomen, die größer als die der anderen Arten sind.

Auch Winge (1925) gibt für *G. Whitneyi* die Haploidzahl 7 an.

Die Tapetenzellen im Mikrosporangium haben zwei, selten mehr Kerne, oft kommen später noch Kernteilungen vor, dann wird bisweilen eine erhöhte Chromosomenzahl beobachtet, mehrmals 28, beim Bastard *G. amoena* × *G. Whitneyi* bis 56 statt 14. Sehr eingehend und klar werden die allotypischen Teilungen beschrieben. Zuerst läßt sich eine Spaltung der Chromosomen erkennen, später erst tritt die Parallellagerung auf.

Die Chromosomen haben beim Bastard *G. amoena* × *G. Whitneyi* eine viel größere Neigung zur Kettenbildung in der Synapsis als die der Eltern. In der späten Diakinese treten gepaarte und ungepaarte Chromosomen auf, meist zwei ungepaarte neben sechs Paaren. Es werden zum Teil Kleinkerne gebildet, die sich während der homöotypischen Teilung teilen. Die Tetradenbildung folgt dem simultanen Typus nach dem Furchungsschema. Es werden bis zu acht Pollenkörner aus einer Pollenmutterzelle gebildet. Es wird darauf hingewiesen, daß möglicherweise die Verkettung verschiedener Chromosomen als Bastardierungserscheinung zu deuten ist.

Die Samenentwicklung von *G. amoena* und *G. Whitneyi* wurde von Täckholm (1915) untersucht. Bei *G. amoena* findet sich nur eine Embryosackmutterzelle, bei *G. Whitneyi* dagegen mehrere, meist fünf, nicht über sieben. Die Samenanlagen des Bastards haben nach Håkansson (1925) zwei bis drei, bisweilen fünf Embryosackmutterzellen. Diese liegen meist in einer Reihe, und die chalazale ist die größte und eilt in der Entwicklung voraus, und von ihren vier Makrosporen entwickelt sich die mikropylare weiter. Viele Samenanlagen des Bastards waren steril und hatten kein sporogenes Gewebe. Über den Embryosack berichtet ferner Ishikawa (1918).

Circaea lutetiana. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes erfolgt nach dem *Oenotheraceen*-Typus (Modilewski 1909, Werner 1914, Ischikawa 1918).

Über die durch *Heterodera*-Arten an den Wurzeln bewirkten Gallen berichtet Tischler (1901). Es bilden sich Riesenzellen mit mehreren Kernen, die sich durch Mitose vermehren. Die von Tischler ferner als Amitosen gedeuteten Figuren sind nach den Untersuchungen von Němec (1910) als Kernverschmelzungen anzusehen.

Familie Halorrhagaceae.

Zwei Integumente, einzelliges Archespor. Embryosack acht- oder sechzehnkernig. Endosperm bei *Gunnera* zellular, bei *Myriophyllum* anscheinend nuklear.

Myriophyllum spicatum. Jönsson (1881) gibt die Entwicklung des Embryosackes an. Es werden aus der Embryosackmutterzelle vier Makrosporen gebildet. Der reife Embryosack ist vierkernig.

Nach Jörgensen (1923) ist der Nuzellus sehr groß. Zwei Integumente. Der Embryosack ist aber achtkernig. Endosperm ist wahrscheinlich nuklear. Haustorien werden jedenfalls nicht gebildet.

Gunnera. Für *Gunnera* ist der Entwicklungsgang des Embryosackes, der zu einem sechzehnkernigen Embryosack führt, zuerst von Schnegg (1902) und später genauer von Ernst (1908) und Samuels (1912) beschrieben.

Bei *Gunnera macrophylla* geht der Embryosackentwicklung nach Ernst keine Tetradenteilung der Mutterzelle voraus. Während der beiden ersten Teilungen im Embryosacke findet im Zytoplasma der wachsenden Zelle die Bildung zahlreicher, kleiner Vakuolen statt. Nach der zweiten Teilung sind die vier Kerne und Embryosack kreuzweis gelagert. Unmittelbar nach der dritten Teilung liegen zwei Kerne am Mikropylarende, zwei am Antipodialende und vier in der Mitte der achtkernigen Zelle.

Gewöhnlich haben sich auf diesem Stadium die Vakuolen schon zu einem größeren, zentralen Saftraum vereinigt. Vor der letzten Teilung wandern die vier mittleren Kerne im seitlichen Wandbelag an die Basis des Embryosackes hinunter. Am Ende des Achtkernstadiums enthält also der eine Pol des Embryosackes zwei, der andere sechs Kerne. Durch den vierten Teilungsschritt werden im Embryosack von *Gunnera* am Mikropylarende vier, am Chalazaende zwölf Kerne erzeugt. Die ersteren liefern die Kerne für die Eizelle und zwei Synergiden, der vierte derselben wird zum oberen Polkern. Von den zwölf basal gelagerten Kernen werden sechs zu Kernen von Antipodenzellen (zwei Gruppen von drei Zellen?), sechs bleiben freie

Kerne. Diese letzteren vereinigen sich zunächst gewöhnlich untereinander und hernach mit dem oberen Polkern zum sekundären Embryosackkern. Nach Samuels (1912) beträgt die Zahl der Chromosomen im Gametophyten ungefähr 12.

Bei *Gunnera chilensis* Lam., *G. arenaria*, *G. dentata*, *G. densiflora* Hook f. und *G. microcarpa* vermutet Schnegg (1902) Parthenogenesis, weil die ganze Samenanlage zur Zeit der Ausbildung des Eiapparates schon von einer festen Masse starker Sklerenchymzellen umgeben ist. Ein Pollenschlauch wäre daher jetzt nicht mehr imstande, durch diesen vollständig geschlossenen Mantel von Sklerenchymzellen durchzukommen.

Die Mikropyle von *Gunnera* ist nach Schnegg (1902) und Modilewski (1908) völlig zugewachsen.

Nach jeder Kernteilung im Embryosack findet man nach Samuels eine Zellplattenanlage, die aber vor der nächsten Kernteilung wieder verschwindet. Die Lage und Verschmelzung der Polkerne sind unabhängig von dem Eindringen des Pollenschlauches. Samuels beobachtete auch die „doppelte Befruchtung", so daß der Endospermkern schließlich aus acht Kernen hervorgegangen ist. Der Typus des Embryosackes von *G. macrophylla* ist nach Samuels sekundärer Natur, da er sich anscheinend aus einem vierkernigen Embryosack einer einzigen Makrospore, der als solcher phylogenetisch jünger ist als der normale achtkernige, entwickelt hat, doch hält Ernst den Embryosack von *Gunnera* für eine primitive Bildung.

Die Endospermentwicklung von *G. chilensis* (Modilewski 1908) und *G. macrophylla* (Ernst 1908, Samuels 1912) erfolgt durch sukzessive Zellteilung.

Auch bei *G. chilensis* wird nach Modilewski (1908) die Embryosackmutterzelle ohne Tetradenteilung direkt zum Embryosack. In diesem werden wieder durch vier Teilungsschritte sechzehn Kerne gebildet, von welchen vier am Mikropylarende, die andern zwölf am Antipodialende des Embryosackes liegen. Nach erfolgter Zellbildung enthält auch der Embryosack von *G. chilensis* am Scheitel einen normalen Eiapparat, an der Basis sechs plasmaarme, große Antipoden und ferner eine Gruppe von Kernen, die zu einem großen sekundären Embryosackkern verschmelzen. Der wichtigste Unterschied im Entwicklungsgange des Embryosackes besteht darin, daß bei *G. chilensis* die Bipolarität bereits nach der ersten Kernteilung ausgeprägt ist und im Vierkernstadium nicht wie bei *G. macrophylla* eine Kreuzstellung der Kerne zustande kommt. Da sich keine Pollenschläuche auf der Narbe fanden, nimmt Modilewski parthenogenetische Embryobildung an. Die letztere Annahme müßte jedoch durch positivere Ergebnisse gestützt werden.

Laurembergia javanica (Miq.) Schindler. Nach Bley (1925) entwickelt sich der Embryosack nach dem Normaltypus. Der zweiteilige Proembryo bildet aus seiner Basalzelle zwei Haustorialzellen.

Familie Hippuridaceae

Die *Hippuridaceen* haben eine typische unitegminate, tenuinuzellate Samenanlage und gehören wahrscheinlich zu den *Metachlamydeen*.

Bemerkenswert sind die dreikernigen Pollenkörner, die Aporogamie des Pollenschlauches und der funikuläre Obturator. Endosperm zellular. Nur ein Integument, keine Schichtzelle, kräftige Ausbildung der Nuzellus-

spitze. Archespor einzellig, vier Makrosporen, mikropylares und chalazales Haustorium.

Hippuris vulgaris. Die erste Beschreibung der Entwicklung des Embryosackes lieferte Fischer (1880).

Nach den Untersuchungen von Juel (1911) besitzt *Hippuris* dreikernige Pollenkörner. Die Entwicklung des Embryosackes zeigt keine Besonderheiten. Die haploide Chromosomenzahl ist wahrscheinlich 16, jedenfalls nicht niedriger. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung, die Antipoden bleiben sehr klein. Transitorisch wird Stärke vor der Befruchtung im Embryosack abgelagert.

Die Befruchtung erfolgt aporogam. Die Pollenschläuche dringen in das Gewebe der Narbe ein und wachsen dann nach unten. Dann wachsen sie an der Oberfläche des Funikulus, überschreiten seinen unteren Rand und gelangen auf die Oberfläche des Integumentes, dann wachsen sie in das Integumentgewebe hinein und nähern sich in schräger Richtung dem Embryosacke. Sobald sie sich in gleicher Höhe mit dem oberen Ende des Embryosackes befinden, machen sie eine scharfe Biegung und dringen von der Seite in ihn hinein.

Endlich ist noch die Existenz eines Obturators zu erwähnen. Er unterscheidet sich morphologisch von anderen Obturatoren dadurch, daß er von der Samenanlage selbst, nämlich vom Funikulus gebildet wird; auch funktionell ist er von anderen Obturatoren verschieden, insofern, als er die Pollenschläuche von der Mikropyle abhält, dagegen bietet er ebenso wie andere Obturatoren dem Pollenschlauche den Weg zum Embryosack. Juel bezeichnet ihn daher im Gegensatz zu den plazentaren oder parietalen Obturatoren für endotrope Pollenschläuche als funikulären Obturator für ektotrope Pollenschläuche.

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt durch sukzessive Zellteilung. Die mikropylare und chalazale Zellreihe zeigt Haustorialcharakter.

Auf Grund des Baues der Samenanlage zweifelt Juel an der Verwandtschaft dieser Gattung mit den *Halorrhagidaceen.* Er hält *Hippuris* für eine Gattung von durchaus unsicherer systematischer Stellung, jedenfalls spricht die Haplontenentwicklung nicht für eine Zugehörigkeit zu den *Choripetalen.*

Familie Cynomoriaceae.

Ein Integument, großer Nuzellus, der später vom Endosperm verdrängt wird. Archespor einzellig. Vier Makrosporen, die innerste zum Embryosack. Endosperm zellular.

Cynomorium coccineum. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Juel (1903) 12.

Cynomorium bildet nach Juel (1903, 1910, 1911) vier Makrosporen. Von den beiden nach der Mikropyle liegenden Makrosporen befindet sich die eine hinter der anderen, woraus sich die früheren Angaben, daß bloß drei Tochterzellen von der Embryosackmutterzelle gebildet würden, erklären. Der ausgewachsene Embryosack zeigt typischen Bau; eigentümlich verhalten sich die Antipoden, die dadurch, daß der Embryosack sich scharf gegen sie absetzt, außerhalb zu liegen kommen. Die Mikropyle schwindet, indem sich die Integumentränder schließen. Die Pollenschläuche wachsen auf der Oberfläche des Integumentes, bis sie an das Mikropylargewebe gelangen, wo sie ein dichtes Geflecht bilden; dann wachsen sie durch das

Gewebe hindurch bis zum Embryosack. Die Antipoden teilen sich entgegen anders lautenden älteren Angaben nicht weiter.

Das Endosperm entsteht nach Pirotta und Longo (1900) sowie Juel (1910) durch sukzessive Zellteilung.

29. Reihe Umbelliflorae.

Nach Hegelmaier (1889) wird ein Embryosacktapetum gebildet. Die Samenanlage ist tenuinuzellat, das Archespor fast stets einzellig, eine Schichtzelle wird nicht abgegeben, außer bei *Aucuba*, vier Makrosporen werden gebildet, von denen fast immer die chalazale zum Embryosack wird. Der Embryosack ist achtkernig, der ganze Nuzellus wird verdrängt, das Endosperm ist nuklear.

Bei der Entwicklung des Embryosackes bildet das innere Integument eine Tapetenschicht aus. Vielleicht sind die *Umbellifloren*, zu denen van Tieghem auch die *Pittosporaceen* stellen möchte, den *Metachlamydeen* einzureihen. Die Notwendigkeit der Überführung der *Umbellifloren* zu den *Sympetalen* wird nach Jurica durch folgende Kennzeichen bewiesen: Ein Integument, anatrope Samenanlage, tenuinuzellate Samenanlage und die vier Makrosporen.

Håkansson schließt sich dieser Auffassung nicht an. Als *Sympetalen*-Merkmal ist noch hinzuzufügen das Fehlen einer Schichtzelle, die Resorption auch der Nuzellusepidermis und das Vorhandensein eines Embryosacktapetums.

Familie Araliaceae.

Über die Embryosackentwicklung der *Araliaceen* liegen Untersuchungen von Ducamp (1902) vor. Eine Schichtzelle wird nicht abgegeben. Fast stets, aber nicht immer, entwickelt sich die innerste der vier Makrosporen zum Embryosack. Manchmal kann sich auch eine der mittleren Makrosporen entwickeln. Der Embryosack ist normal; die Antipoden liegen in einer engen Verlängerung, sie gehen bald zugrunde.

Hedera helix. Die Entwicklungsgeschichte wird von Ducamp (1902) gegeben. Die Spindelbildung in den Pollenmutterzellen wird von Lawson (1903) beschrieben. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes aus der untersten der vier Makrosporen schildert Jönsson (1881).

H. helix L. *typica*, *H. helix conglomerata*, *H. helix* var. *hibernica*, *H. canariensis* Willd. Die Kerngröße ist nach Oehm (1924) bei *conglomerata* und *typica* gleich, bei *hibernica* und *canariensis* etwa doppelt so groß wie bei den beiden ersteren.

Die Diploidzahl für *conglomerata* und *typica* ist etwa 44 oder 46, die Kernplatten in den Wurzelspitzen von *hibernica* haben sicher 88, aber nicht mehr als 98 Chromosomen. Letztere ist also tetraploid. Trotzdem die Zellen von *conglomerata* kleiner sind als bei *typica* ist sie ebenfalls diploid. Die Zellen und Kerne der tetraploiden *hibernica* sind bedeutend größer.

Nothopanax arboreum. Die Entwicklung des Gametophyten wird von Pigott (1915) beschrieben.

Fatsia japonica. Bemerkenswert ist das mehrzellige Archespor.

Aralia racemosa. Nach Ducamp (1902) werden nur drei Makrosporen ausgebildet, von denen sich die mittelste zum Embryosack entwickelt.

Familie Umbelliferae.

Die *Umbelliferen* zeichnen sich durch dreikernige Pollenkörner aus. Ein Periplasmodium wird nicht gebildet (Juel 1915, Håkansson 1923). Archespor ein- oder mehrzellig, keine Schichtzelle. Vier, drei, zwei oder eine Makrospore, Embryosack achtkernig, selten sechzehnkernig, zum Teil Antipodenvermehrung. Endosperm nuklear.

Die Angaben stammen, wenn kein Autor genannt ist, von Håkansson (1923).

Hydrocotyle vulgaris L., *H. umbellata* L. und eine Art „*H. von Argentinien*" wurden von Hakansson (1923) untersucht. Einzelliges Archespor. Archesporzelle wird ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle. Vier Makrosporen, die innerste zum Embryosack. Dieser ist achtkernig. Am Funikulus sitzen ein- bis zweizellige Härchen, die den Pollenschlauch leiten und als Obturator fungieren. Endosperm nuklear.

Didiscus pilosus (Sm.) Dom. und *D. coeruleus* D.C. Mehrzelliges Archespor. Bei *D. pilosus* nur eine Embryosackmutterzelle, bei *D. coeruleus* stets zwei Embryosackmutterzellen.

Bei *D. pilosus* wurden zahlreiche Antipoden gefunden. Die beiden Embryosackmutterzellen von *D. coeruleus* bilden je vier Makrosporen, es entwickelt sich aber nur ein Embryosack. Antipoden manchmal zweikernig.

Drusa oppositifolia D.C. Archespor vielzellig, mehrere Embryosackmutterzellen können sich teilen. Nur eine bildet den Embryosack unter Verwendung aller vier Makrosporenkerne. Der Embryosack ist zwölf- bis sechzehnkernig. Eiapparat aus drei Zellen, zwei Polkerne und elf einkernige Antipoden (Håkansson 1923).

Astrantia major L. Archespor einzellig. Embryosack achtkernig. Vier Makrosporen. Antipoden zuerst drei, vermehren sich später durch Kern- und Zellteilung. Die Makrosporen zeigen alle gelegentlich das Bestreben, zu persistieren (Håkansson 1923).

Eryngium giganteum M. Bieb., *E. amethystinum* L., *E. planum* L. Einzelliges Archespor, vier Makrosporen. Embryosack achtkernig, nachherige Vermehrung der Antipoden (Håkansson 1923).

Eryngium yuccifolium. Nur drei Antipoden (Yurica 1922).

Sanicula europaea L. Embryosack achtkernig, nur drei Antipoden (Håkansson 1923).

Chaerophyllum aureum L. Archespor einzellig, gewöhnlich vier Makrosporen. Sehr häufig anormale Entwicklung! Befruchtung scheint nicht einzutreten. Starke Pollensterilität! Aus der Pollenmutterzelle bildeten sich vierkernige Pollen (Håkansson 1923). Vielleicht Apogamie??

Ch. temulum L. zeigt normale Befruchtung (Håkansson 1923).

Anthriscus silvestris Hoffm. Peterssen (1914) gibt als Haploidzahl 7—8 an. Winge (1917) findet die Zahl 8. Archespor einzellig, vier Makrosporen, die drei Antipoden haben in der Regel je zwei Kerne, die später stets miteinander verschmelzen (Håkansson 1923).

Physocaulis nodosus Isch. Archespor einzellig, vier Makrosporen.

Myrrhis odorata Scop. Archespor einzellig. Der Kern in zwei oder allen drei Antipoden teilt sich in der Regel. Pollen dreikernig. (Strasburger 1884).

Scandix macrorrhyncha C. A. Mey. Archespor einzellig. Antipoden einkernig.

Molopospermum cicutarium D.C. Nicht nur in der hängenden, sondern auch häufig in der aufsteigenden Samenanlage bildet sich ein Embryosack aus. Archespor einzellig. Antipoden werden zwei- bis dreikernig, dann verschmelzen die Kerne.

Torilis nodosa Gaertn. Archespor einzellig, vier Makrosporen. In den Antipoden bis vier einzelne Kerne.

Orlaya grandiflora Hoffm. und *O. platycarpa* Koch. Antipodenkerne teilen sich, oft Antipoden dreikernig. Zur Zeit der Befruchtung verschmelzen die Kerne.

Coriandrum sativum L. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Antipoden einkernig.

Bifora testiculata D.C. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Antipoden oft mehrkernig, oft auch deren Zahl vermehrt.

Smyrnium perfoliatum L. Archespor einzellig, vier Makrosporen, achtkerniger Embryosack. Antipoden oft zwei- und mehrkernig.

Physospermum aquilegifolium Koch. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Antipoden mehrkernig.

Conium maculatum L. Archespor vielzellig. Antipoden scheinbar einkernig.

Bupleurum aureum Fisch. Archespor einzellig, nur zwei Makrosporen, die untere zum Embryosack (*Scilla*-Typus). Antipodenkerne selten vermehrt, dann auch Wandbildung.

Bupl. junceum. Vier Makrosporen.

Petroselinum sativum Hoffm. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Antipoden oft zweikernig.

Cicuta virosa L. Archespor einzellig. Antipoden scheinen einkernig zu bleiben.

Apium repens Reich. Archespor einzellig.

Cryptotaenia canadense D.C. Archespor einzellig, Antipoden scheinen einkernig zu bleiben.

Ammi majus L. Archespor einzellig. Adventivembryonen, die aus Endospermzellen entstanden sein sollen!! (Manchmal sah es jedoch aus, als seien sie aus dem Integument entstanden!!)

Carum Carvi L. Archespor einzellig, vier Makrosporen. In den Antipoden bis zu zwölf Kerne (durch Mitose entstanden), die alle miteinander verschmelzen.

Sium cicutaefolium bildet nach Coulter und Chamberlain (1903) eine Deckzelle im Nuzellus. Eine Embryosackmutterzelle. Embryosack nach dem *Lilium*-Typus. Embryosack achtkernig. Nach Jurica (1922) werden jedoch vier Makrosporen entwickelt, deren innerste sich zum Embryosack ausbildet. *Sium latifolium* L. hat nach Håkansson vier Makrosporen. Antipodenkerne groß, teilen sich.

S. sisarum L. Einzelliges Archespor. Vier Makrosporen. Manchmal Entwicklungsstörungen, indem die Embryosackmutterzelle sich nicht teilt. Antipodenkerne teilen sich manchmal. Vielleicht auch Apogamie.

Aegopodium podagraria L. hat nach Winge (1917) etwa zwanzig Chromosomen in der Haploidgeneration. Archespor einzellig. Vier Makrosporen. In den zwittrigen Blüten der Seitendolden findet eine Verspätung der Entwicklung statt. In manchen Blüten gab es weder abgegrenzte Zellen noch Kerne im Embryosack, sondern nur dessen Protoplast. Antipoden sind einkernig.

Pimpinella saxifraga L., *P. peregrina* L., *P. rotundifolia* M. Bieb. Einzelliges Archespor, vier Makrosporen, Embryosack achtkernig, Antipoden einkernig.

Anethum graveolens L. Archespor vielzellig. Eine der chalazale Makrosporen bildet den achtkernigen Embryosack. Die Antipoden gehen bald zugrunde, doch kann sich gelegentlich ihr Kern teilen.

Foeniculum vulgare Mill. Archespor vielzellig. Eine der chalazalen Makrosporen bildet den achtkernigen Embryosack. Die Antipoden gehen bald zugrunde, doch kann sich gelegentlich ihr Kern teilen. Pollen dreikernig (Elfving 1878).

Aethusa cynapium L. Archespor vielzellig. Eine der chalazalen Makrosporen bildet achtkernigen Embryosack. Die Antipoden gehen bald zugrunde, doch kann sich gelegentlich ihr Kern teilen.

Seseli montana L., *S. gracile* Waldst. et Kit. Ein- bis dreizelliges Archespor, häufig sind mehrere Makrosporen zum Embryosack entwickelt (15 bis 40 %).

Oenanthe pimpinelloides L. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Gelegentlich auch die anderen Makrosporen entwicklungsfähig. Antipoden zuerst drei, dann bis zu zehn Zellen.

Portenschlagia ramosissima Vis. Archespor ein- bis zweizellig.

Athamanta Matthioli Wulf. Archespor einzellig.

Silaus tenuifolius D.C. Archespor einzellig. Antipoden ziemlich groß, keine Teilungen der Kerne.

Meum athamanticum Jacq. Archespor einzellig, vier Makrosporen. Antipodenkerne teilen sich in der Regel.

Angelica silvestris L., *A. lucida* L. Archespor zwei- bis dreizellig, nur eine chalazale Makrospore zum Embryosack. Antipoden einkernig.

Archangelica officinalis Hoffm. Pollenkörner dreikernig (Strasburger 1884). Vielzelliges Archespor. Antipodenkerne vermehrt.

Levisticum officinale Koch. Archespor einzellig. Antipoden bleiben einkernig.

Capnophyllum dichotomum Lag. Archespor einzellig. Antipodenkerne nicht vermehrt.

Lophosciadium meifolium D.C. Archespor vielzellig.

Ferula foetida Rgl. Archespor wahrscheinlich einzellig. Antipoden einkernig.

Ferulago galbanifera Koch. Archespor vielzellig.

Opoponax chironium Koch. Archespor vielzellig. Antipoden manchmal mehrkernig.

Peucedanum palustre Moench. und *P. hispanicum* Lge. Archespor vielzellig.

Pastinaca sativa L. Archespor vielzellig.

Nach Beghtel (1925) ist die Haploidzahl anscheinend 8. Das Archespor besteht aus 3—7 Zellen, doch entwickelt sich nur ein Embryosack. Ein Integument.

Heracleum sibiricum L., *H. sphondylium* L., *H. villosum* Fisch. Archespor vielzellig. Antipoden gewöhnlich zweikernig.

Zozimia absinthifolia D.C. Archespor vielzellig. Die Embryosackmutterzelle oder die Makrosporen degenerierten, ohne daß ein Embryosack gebildet wurde.

Siler trilobum Scop. Archespor einzellig. Antipoden gelegentlich zweikernig.

Elaeoselinum Asclepium Bert. Archespor einzellig.

Laserpitium gallicum L., *L. Siler* L. Archespor einzellig. Antipoden zweikernig.

Melanoselinum decipiens Hoffm. wie *Laserpitium*.

Daucus carota L. Archespor einzellig. Antipodenkerne oft geteilt. Die roten „Möhrenblüten" enthielten einen normalen reifen Embryosack.

Familie Cornaceae.

Ein Integument, keine Schichtzelle außer bei *Aucuba*. Archespor meistens mehrzellig (*Benthamia*, *Davidia*, *Cornus alba*), vier Makrosporen (bei *Cornus florida* und *C. mas* nur vier Kerne), einzelliges Archespor *Aucuba japonica*, *Cornus florida*, *C. svecica* und manchmal *C. mas*. Endospermbildung zellular.

Benthamia fragifera. Nach Jönsson (1881) findet sich ein vielzelliges Archespor, aus dessen sämtlichen Zellen schließlich Tetraden gebildet werden. Von diesen entwickeln sich entweder alle oder auch nur die mittelsten oder endlich, was das gewöhnlichste ist, die unteren weiter.

Davidia involucrata besitzt nach Horne (1909) ein vielzelliges Archespor, von denen sich einige Zellen der einen oder anderen Tetrade auf Kosten der steril bleibenden Makrosporen weiterentwickeln.

Cornus florida bildet nach Morse (1907) bei der Makrosporentetradenbildung keine Wände aus. Die Gametophytenbildung ist bereits vor der Winterruhe vollendet. Die Mikrosporenbildung beginnt Anfang September. Das Endosperm wird zuerst im mikropylaren Teile des Embryosackes angelegt.

Cornus svecica (Håkansson 1923). Archespor einzellig, vier Makrosporen. Endospermbildung zellular.

C. alba. Archespor vielzellig (Håkansson 1923).

C. mas. Vier freie Makrosporenkerne. Archespor einzellig. (Håkansson 1923).

C. candissima. Winge (1917) gibt als Haploidzahl 8—9 an.

C. glabrata. Winge (1917) fand als Haploidzahl 11—12.

Aucuba japonica. Es wird eine Deckzelle abgegeben. Vier Makrosporen.

Gegenüber älteren Angaben, die eine Apogamie möglich erscheinen ließen, stellten Palm und Rutgers (1917) fest, daß Befruchtung stets notwendig ist. (Vielleicht Bestäubung durch ♂ Blüten auf ♀ Pflanzen?) Die Zahl der Chromosomen in der haploiden Generation beträgt 18. Im Endosperm waren 54 Chromosomen zu erwarten, doch fand sich meistens eine niedrigere Zahl. In einem Falle konnten 48 Chromosomen gezählt werden, von denen mindestens 30 zu Paaren geordnet waren.

2. Unterklasse.

Metachlamydeae oder Sympetalae.

Unter den *Metachlamydeen* haben wir zwei völlig verschiedene Typen der Embryosackentwicklung, nämlich den unitegminaten, tenuinuzellaten und den bitegminaten, krassinuzellaten Typus. Der erstere kennzeichnet sich durch folgende Merkmale: ein Integument, Integumenttapetum, Fehlen einer Schichtzelle, Resorption des ganzen Nuzellus, meist auch der Nuzellusepidermis, zellulares Endosperm mit Haustorien (in manchen Fällen, z. B. bei den *Rubiaceen* und *Compositen*, als Neuerwerbung nukleares

Endosperm); der zweite zeichnet sich aus durch zwei Integumente, Schichtzelle, Fehlen des Integumenttapetums, nukleares Endosperm und großen Nuzellus. Diese beiden Typen deuten unzweifelhaft darauf hin, daß sie zwei verschiedene Entwicklungsreihen darstellen. Insofern sind also die *Metachlamydeae* ohne Zweifel polyphyletisch. Mit größter Wahrscheinlichkeit ist aber auch der unitegminate, tenuinuzellate Typus nicht monophyletisch, sondern schließt sich wahrscheinlich an verschiedene Reihen z. B. der *Sapindales* und der *Umbelliflorae* an.

1. Reihe Diapensiales.

Samenanlage unitegminat, tenuinuzellat. Kein Integumenttapetum. Endosperm zellular, ohne Haustorien.

Familie Diapensiaceae.

Diapensia lapponica hat nach Samuelsson (1913) die haploide Chromosomenzahl 6. Bei der Teilung des Endospermkerns entstehen zwei hintereinander liegende Zellen. Die Orientierung der späteren Wände schwankt. Haustorien werden niemals gebildet. Es wird nur ein Integument ausgebildet. Die unterste der vier Makrosporen wird zum Embryosack. Die umliegenden Nuzelluszellen werden fast völlig verdrängt. Es wird kein Tapetum ausgebildet.

2. Reihe Ericales.

Pollen zweikernig, meist Tetradenpollen. Samenanlage unitegminat, tenuinuzellat. Endosperm zellular, mikropylare und chalazale Endospermhaustorien.

Eine große Variabilität zeigt nach Artopoeus (1903) die Entwicklung des Öffnungsmechanismus der Antheren. Ein Endothezium finden wir bei *Clethra*, Reste eines solchen bei *Rhodothamnus*, *Phyllodoce*, *Kalmia*. Bei *Erica* und *Rhododendron* ist das Endothezium völlig verschwunden und die Gewebezerstörung zur alleinigen Ursache der Dehiszenz geworden. Eine abermalige Weiterbildung dieser Formen sind vielleicht die mit Ausschütteröhren versehenen Antheren von *Vaccinium*, die der Pollenentleerung durch Poren durch Schütteln der Antheren wohl am meisten angepaßt sind, denen vielleicht die *Pirola*-Arten anzuschließen wären. Nun sind aber einige Formen wieder zurückgekehrt zur Bildung von Längsspalten durch ungleiche Kontraktion einer aktiven Zellschicht beim Austrocknen; diese haben dann statt des verlorenen Endotheziums ein Exothezium neu erworben, nur lokal wie *Arbutus*, in ganzer Länge der Anthere wie *Loiseleuria* und die *Epacridaceae*.

Familie Clethraceae.

Die Pollenkörner sind einfach, also nicht zu Tetraden verbunden. Die Bildung des Embryosackes ist normal. Der Endospermkern bildet zuerst durch zweimalige Teilung eine Reihe von vier Endospermzellen.

Es entwickeln sich verhältnismäßig kleine Mikropyl- und Chalazahaustorien (Samuelsson 1913).

Familie Pirolaceae.

Nur sehr kleine Endospermhaustorien.

Bei *Pirola chlorantha*, *rotundifolia* und *uniflora* beträgt die haploide Chromosomenzahl nach Samuelsson (1913) 16. Die Pollenkörner

der meisten *Pirola*-Arten bleiben zu Tetraden vereinigt; bei *P. secunda* und den *Monotropoideen* sind sie frei.

Die Embryosackmutterzelle bildet stets nur drei Tochterzellen, ausgenommen bei *P. rotundifolia*.

Das Endosperm bildet zuerst eine axile Reihe von vier etwa gleich großen Zellen. Die weiteren Teilungen scheinen auf die zentralen Zellen beschränkt zu sein. Die terminalen Zellen degenerieren kurz vor der Reife des Samens und sind noch in reifen Samen als braune Reste sichtbar. Sie können als ein reduziertes Gegenstück zu den Endospermhaustorien der *Ericaceen* u. a. betrachtet werden.

Das Endosperm von *P. chlorantha*, *P. minor*, *P. rotundifolia* und *P. uniflora* bildet sich nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Monotropa uniflora. Die „Doppelbefruchtung" wurde von Shibata (1902) beschrieben. Je nachdem sich die Befruchtung bei niederer oder höherer Temperatur und demgemäß langsamer oder schneller vollzog, kopulierte der eine Spermakern mit den unverschmolzenen oder verschmolzenen Polkernen. Dies Verhalten kann auch an anderen Pflanzen beobachtete Verschiedenheiten erklären.

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Von Campbell (1889) wird an Stelle der so häufig zur Lebendbeobachtung der Befruchtung dienenden *Monotropa hypopitys M. uniflora* empfohlen, deren Embryosackelemente mehr als zweimal so groß wie die der erstgenannten Art sind.

Shibata (1902) stellte fest, daß die Polkernverschmelzung sich bei Mangel an jedem Pollenschlauchreiz vollziehen kann, daß der Vorgang aber durch die Bestäubung beschleunigt oder reguliert wird.

Bei Versuchspflanzen, die vollkommen vor Bestäubung geschützt waren, fand er, daß die sonst sehr kleinen Antipodenzellen sich sehr vergrößerten und zum Teil den ganzen Raum des Embryosackes in Anspruch nahmen.

Vor allem konnte Shibata auch eine Entwicklung des Endosperms ohne Befruchtung in 3—5 % der Samenanlagen beobachten. Dieser Prozentsatz konnte durch länger fortgesetzte Kultivierung bei 28° C u. ä. auf 6—12 % gesteigert werden. Die Eiapparate und die Antipoden, die dabei früher oder später kollabierten, wurden in gelbe, stark lichtbrechende Massen verwandelt. In einzelnen Fällen wurde auch eine Zweiteilung der vergrößerten Eizelle und eine Vermehrung der Antipodenzellen beobachtet.

M. hypopitys. Die Entwicklung des Embryosackes und die Befruchtung von *M. hypopitys* beschreiben Strasburger (1880) und Koch (1882).

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Sarcodes sanguinea. Das Endosperm bildet sich durch sukzessive Zellteilung (Samuelsson 1913).

Familie Ericaceae.

Genauere Untersuchungen liegen vor allem von Samuelsson (1913) vor. Die Samenanlage ist unitegminat, tenuinuzellat. Es wird ein vielkerniges Mikropyl- und Chalazahaustorium gebildet.

Die reifen Pollenkörner dieser Familie hängen stets in Tetraden

zusammen, nur bei *Erica stricta* wurden die Pollenkörner einzeln gefunden. Alle Arten zeigen den generativen Kern im Pollenkorn noch ungeteilt. Die Samenanlagen besitzen nur ein Integument.

Die ersten Angaben über die Entwicklung des Embryosackes stammen von Vesque (1879). Seine Angaben sind aber nach den Untersuchungen von Jönsson (1881) größtenteils irrig.

Weitere Untersuchungen über die Entwicklung des Embryosackes und der Haustorien stellte dann Artopoeus (1903) bei *Arbutus Unedo*, *Erica carnea*, *Bruckenthalia spiculiflora*, *Clethra arborea* und *Styphelia lanceolata* an. Alle Untersuchungen wurden durch Samuelsson (1913) nachgeprüft.

Die Entwicklung des Embryosacks erfolgt in typischer Weise. Aus einer Embryosackmutterzelle entstehen vier Tochterzellen, deren innerste sich zum achtkernigen Embryosack entwickelt. Die innerste Schicht des Integumentes stellt in der Regel ein deutlich markiertes Tapetum dar. Der Embryosack ist klein und schmal. Der Eiapparat liegt in einer Erweiterung oberhalb der Tapetenzone. Die Antipoden sind bei der Mehrzahl der Arten sehr klein und degenerieren bald nach der Befruchtung. Bei einigen Arten sind sie aber kräftiger und können mehr als ein Drittel der ganzen Länge des Embryosackes ausfüllen, z. B. bei *Calluna vulgaris*, *Gaultheria microphylla* und *Shallon* und *Pernettya mucronata*. Zahlreiche Embryosäcke verschiedener Gattungen und Arten sind von Peltrisot (1904) abgebildet worden. Der Teilung des sekundären Embryosackkerns folgt unmittelbar eine Querteilung der Endospermmutterzelle; beide Tochterzellen werden noch einmal quergeteilt. Die vier ersten Endospermzellen liegen somit in einer Reihe. Später wird ein Mikropylhaustorium ausgebildet. Die an seiner Bildung teilnehmenden Endospermzellen werden oft bald mehrkernig. Jede Zelle ist zunächst einkernig, bald teilen sich aber die Kerne, ohne daß Zellwände gebildet werden. Wenigstens die späteren Teilungen scheinen amitotisch zu verlaufen. Die Zellbegrenzungen werden aufgelöst. Auf dem Höhepunkt der Entwicklung besteht somit jedes Haustorium aus einem einzigen Zelleib oder richtiger aus einem Teil eines solchen, der durch einen engen Kanal mit dem zentralen Endosperm in Verbindung steht. Die Kerne sind jetzt mehr oder weniger deutlich hypertrophiert; bisweilen bleiben sie länger einkernig. Etwas später entwickeln sich einige chalazale Endospermzellen in derselben Weise und konstituieren ein Chalazahaustorium. Der Embryo verlängert sich erheblich und streckt seine Spitze in das zentrale Endosperm hinein. Die erste Teilung findet spät statt. Die Embryokugel wird von einem langen vielzelligen Suspensor getragen.

In den Haustorien halbreifer Samen findet man häufig verzweigte Zellulosebalken.

Wenn die Samen sich der Reife nähern, degenerieren die Haustorien und werden größtenteils verdrängt. In reifen Samen findet man daher nur braune Reste.

Die Endospermhaustorien der *Ericaceen* wurden zuerst von Artopoeus (1903) und Peltrisot (1904) sowie von Stevens (1911) beschrieben. Ihre Entstehung wurde von Samuelsson (1913) nachuntersucht. Zu den von den ersten drei Autoren bei wenigstens 32 *Ericaceen*, die zu 21 Gattungen gehören, nachgewiesenen Endospermhaustorien fügt Samuelsson noch drei neue Gattungen und 11 neue Arten hinzu.

Im besonderen beschreibt er die Entwicklung von *Vaccinium Myrtillus*, *Arctostaphylos uvae ursi* und *A. alpina*, *Pernettya mucronata*, *Vaccinium vitis idaea*, *Andromeda polyfolia*, *Cassiope tetragona*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Erica mediterranea*, *Kalmia glauca*, *Rhododendron lapponicum*, *Cassiope hypnoides* usw.

Phyllodoce coerulea. Die Entwicklung des Embryosackes aus der untersten der vier Makrosporen beschreibt Jönsson (1881). Er weist hier besonders auf den Fadenapparat der Synergiden hin.

Vaccinium corymbosum. Nach Stevens (1919) wird das Endosperm bald durch freie Kernbildung, bald durch zellulares Endosperm gebildet, und zwar stammt das Material von derselben Pflanze. Diese Angabe wäre nachzuprüfen.

Familie Epacridaceae.

Mikropylares und chalazales Endospermhaustorium.

Bei den meisten *Epacridaceen* bleiben die reifen Pollen nicht zu Tetraden verbunden. Die haploide Chromosomenzahl von *Epacris impressa* beträgt nach Samuelsson (1913) 13.

Der Embryosack wird auf normale Weise ausgebildet. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Der Embryosack ist von einem Tapetum umgeben, das aus der innersten Schicht des Integumentes gebildet wird. Die Antipoden sind bei der Befruchtung bereits degeneriert.

Das Endosperm bildet zuerst eine Reihe von vier Zellen. Es werden ein Mikropyl- und ein Chalazahaustorium ausgebildet, von denen das erstere etwas größer ist. In den völlig entwickelten Haustorien sind die Zellbegrenzungen aufgelöst, die Haustorien werden dadurch mehrkernig. Oft findet man das Plasma von zahlreichen Zellulosebalken durchsetzt.

3. Reihe Primulales.

Pollen zweikernig. Fast stets zwei Integumente, bei den *Myrsinaceen* auch ein Integument. Integumenttapetum, tenuinuzellate Samenanlage, Endosperm teils zellular (*Maësa*), teils nuklear.

Familie Theophrastaceae.

Die Familie der *Theophrastaceae* zeigt nach Dahlgren (1916) in der Hauptsache dieselben Verhältnisse wie die *Primulaceen*.

Familie Myrsinaceae.

Zwei Integumente oder eins, keine Schichtzelle.

Die Familie der *Myrsinaceae* stimmt nach Dahlgren (1916) mit den *Primulaceen* in der hauptsächlichen Entwicklung des Gametophyten überein. Vier oder drei Makrosporen. Tapetum teils vorhanden, teils nicht vorhanden, Endosperm nuklear (Dahlgren 1916) oder zellular.

Aegiceras corniculatum. Von Karsten (1891) werden gelegentlich zwei Embryosackmutterzellen beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet drei Tochterzellen. Ein Integument.

Ardisia. Zwei Integumente. Verschiedene Arten der Gattung *Ardisia* besitzen Polyembryonie. Jaensch (1905) gibt für *Ardisia crispa* A. D. C. an, daß der Embryo aus den Zellen des inneren Integumentes und der

Chalaza hervorgeht. In einem Falle wurde auch eine einmal geteilte Eizelle gefunden. Die Embryosackmutterzelle bildet Tetraden, von denen die unterste zum Embryosack auswächst. Niemals gingen aus der Teilung des primären Embryosackkerns die üblichen acht Kerne hervor. Zwei oder vier Kerne ließen sich dagegen öfter im Embryosack unterscheiden. Die Lagerung dieser vier Kerne machte den Eindruck, daß sie nicht durch eine doppelte Zweiteilung entstanden seien, sondern als ob nach der ersten Teilung der eine Tochterkern als vegetativer Kern des Embryosackes erhalten bliebe, während der andere in das Mikropylarende wandere und dort nacheinander zwei weitere Kerne abscheide. Gewöhnlich wird jedoch der Eiapparat überhaupt nicht ausgebildet.

Bei der Teilung des Kerns der Embryosackmutterzelle konnte Dahlgren (1916) eine Reduktion der Chromosomenzahl feststellen. Die haploide Zahl ist 23.

Polyembryonie scheint eine recht gewöhnliche Erscheinung bei der Gattung *Ardisia* zu sein. Lubbock (1892) bildet bei *A. japonica* nicht weniger als sechs auf einmal keimende Embryonen ab.

Ardisia solanacea Roxb. Pollen zweikernig (eigene Beobachtung).

Myrsine africana verhält sich nach Dahlgren (1916) in gleicher Weise wie *Ardisia*. Das Endosperm wird nach dem zellularen Typus gebildet.

Maësa rubiginosa. Embryosacktapetum (Warning 1913, s. Dahlgren).

M. indica. Embryosacktapetum, Endosperm zellular (Dahlgren 1916).

Familie Primulaceae.

Endosperm nuklear. Teilung des generativen Kerns auf der Narbe entweder vor oder nach Bildung des Pollenschlauches.

Primula officinalis besitzt nach Dahlgren (1916) 11 haploide Chromosomen.

Von Dahlgren (1916) liegen vergleichende Untersuchungen über die beiden Blütenformen von *Pr. officinalis* vor. In welchem Stadium der Pollenbildung der Größenunterschied zuerst sichtbar wird, konnte er nicht entscheiden, bei der Reduktionsteilung ist aber der Unterschied bereits sehr deutlich ausgesprochen. In bezug auf den Chromosomenbestand konnte er keine Differenz zwischen den beiden Formen entdecken. In den Größenverhältnissen der Samenanlagen, Embryosäcke und deren Inhaltszellen waren keine Unterschiede zu bemerken. Zwischen den Kernen, sowohl dem vegetativen als dem generativen, im Pollenkorn macht sich nach Dahlgren (1916) ein Größenunterschied geltend. Die Kerne des Pollenkorns der brevistylen Form sind durchgehends größer als die der longistylen. Gelegentlich tritt Verdoppelung des vegetativen Pollenkerns auf.

Pr. variabilis ist ein spontaner Bastard, den manche Botaniker als Subspezies von *Pr. vulgaris* ansehen. *Pr. vulgaris* besitzt zahlreiche abortierte Pollenkörner (Blaringhem 1921).

Die Pollenschläuche der kurzgriffligen Form sind etwas dicker als die der langgriffligen. Die Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle verläuft typisch, die innerste Makrospore wird zum Embryosack. Die Polkerne verschmelzen erst nach der Befruchtung. Die Antipoden degenerieren bald. Im reifen Embryosack findet man meist keine Spur davon.

Die generative Zelle teilt sich bei *Pr. officinalis* während der Keimung entweder im Pollenkorn oder im Schlauch.

Bei der Befruchtung ergießt der Pollenschlauch seinen Inhalt in die eine Synergide, beide Synergiden gehen dann öfters zugrunde. Die Endospermbildung wird bei den *Primulaceen* durch die Bildung einer sehr großen Anzahl wandständiger Kerne eingeleitet.

Die Eizelle tritt erst verhältnismäßig spät in Teilung. Der Embryo hat einen langen einreihigen Suspensor.

Primula sinensis. Nach Gregory (1909) besitzt *Pr. sinensis* sowie deren Varietät *gigas I* 12 haploide Chromosomen (doch waren bei der *Gigas*-Form die Chromosomen sämtlich größer), während var. *gigas II* 24 haploide Chromosomen zeigt. Ferner beschreibt Gregory (1912) drei Riesenpflanzen von *Pr. sinensis*, die von normal großen Eltern stammten. Die Kerne waren wesentlich größer als in normalen Pflanzen. Die Zahl der Chromosomen war höher, konnte aber nicht genau bestimmt werden.

Tischler (1924) stellte Versuche an über die Beeinflussung der Pollengröße durch die Dunkelheit; es zeigte sich, daß die Größe der Pollenkörner gefördert wird. Die Riesenpollen haben jedoch ihre Keimkraft verloren. Gelegentlich teilt sich der vegetative Kern unter diesen Bedingungen ein- bis zweimal, was Tischler als Übergang zu einer Makrosporenentwicklung deuten möchte. Dieser Deutung kann ich mich jedoch nicht anschließen.

Die Tetradenteilung der Pollenkörner erfolgt nach Farr (1916) nach dem simultanen Typus, und zwar nach dem Furchungsschema.

Pr. denticulata. Die Entwicklung stimmt mit *Pr. auricula*, *rosea*, *Anagallis arvensis*, *Lysimachia ciliata*, *Soldanella montana* und *Androsace septentrionalis* überein (Billings 1901). Embryosackentwicklung ist normal. Ein Integument.

Pr. floribunda, *Pr. verticillata* und *Pr. Kewensis.* Nach den Untersuchungen von Digby (1912) hat *Pr. floribunda*, *Pr. verticillata* sowie der sterile Bastard *Pr. Kewensis* der beiden vorgenannten Arten die haploide Chromosomenzahl 9, während der fertile Bastard *Pr. Kewensis* die Haploidzahl 18 hat, desgleichen *Pr. Kewensis „farinosa“*. Eine Verkoppelung mit Riesenwuchs tritt hier nicht auf.

Nach Farmer und Digby (1914) hatte die bivalente Rasse von *Pr. Kewensis* deutlich größere Kerne als die univalente. Aber eine Messung der Chromosomengrößen während der Mitosen ergab, daß mit der Vergrößerung der Zahl eine Verkleinerung verbunden und damit die Gesamtheit der Chromosomenvolumina in den beiden Rassen nahezu identisch war. Die Kerngröße war also wohl nur durch die größere Menge von „freien Oberflächen“ bei den Chromosomen in der bivalenten Rasse gewachsen. Die Chromosomenmessungen erlaubten demnach, hier mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit festzustellen, daß die Vermehrung von 9 auf 18 Chromosomen nicht durch irgend eine Kernfusion, sondern durch einfache Querteilung der Einzelchromosomen zustande gekommen war.

Pellew und Durham (1916) erhielten gelegentlich Bastarde von der Form der *Pr. Kewensis*, und zwar zwei Arten; die eine, die zum Teil steril war, hatte die somatische Chromosomenzahl 18 (= diploide Rasse), die andere, fertile Art, hatte 36 Chromosomen in den somatischen Kernen (= tetraploide Rasse).

Bei der Kreuzung der diploiden mit der tetraploiden Rasse entstanden Pflanzen, die Zwischenglieder von *Pr. floribunda* und *Pr. Kewensis* bildeten und auch wenige, die der *Pr. floribunda* glichen.

Pr. hortensis, eine Gartenform vermutlich hybriden Ursprungs, welche nach Kerner und Wettstein aus dem Bastard *Pr. auricula* × *hirsuta* hervorgegangen sein soll, unterscheidet sich nach Ernst (1922) von den hypothetischen Stammarten und auch von den experimentell erzeugten F_1-Bastarden in der Chromosomenzahl ihrer Kerne. Die Chromosomenzahlen der einzelnen Versuchspflanzen sind ungleich, sie liegen zwischen dem Doppelten und Vierfachen der Haploidzahl von *Pr. auricula* und *hirsuta*.

Androsace septentrionalis besitzt nach Dahlgren (1916) zehn haploide Chromosomen.

Lysimachia thyrsiflora hat nach Dahlgren (1916) wahrscheinlich die Haploidzahl 20.

L. vulgaris und *L. ephemerum*. Dahlgren (1916) fand bisweilen sehr große Antipoden von birnförmiger Gestalt. Der erweiterte Teil war von einer sehr großen Vakuole eingenommen. Die Kerne erreichten eine bedeutende Größe; eine Teilung derselben wurde nicht wahrgenommen.

Hottonia palustris besitzt vier Makrosporen, von denen sich die innerste zum Embryosack entwickelt (Jönsson 1881). Der Embryosack ist normal gebaut.

4. Reihe Plumbaginales.

Die Embryosackmutterzelle wird direkt zum Embryosack. Die Antipoden degenerieren bald und sind oft nicht mehr vollständig ausgebildet. Die Samenanlagen sind bitegminat und krassinuzellat.

Familie Plumbaginaceae.

Samenanlage krassinuzellat, zwei Integumente, eine Schichtzelle, Embryosack vierkernig, Endosperm nuklear.

In den Antheren bilden nach Dahlgren (1916) die Pollenmutterzellen immer eine einzige Zellreihe. Periplasmodien werden anscheinend nicht gebildet, doch wurden bei *Plumbagella micrantha* Bilder beobachtet, die möglicherweise darauf hindeuten. Die Samenanlage hat zwei Integumente. Das Archespor besteht nur aus der Embryosackmutterzelle, diese entwickelt sich direkt zum Embryosack.

Pollen anscheinend dreikernig.

Plumbagella micrantha. Es findet nach den beiden allotypischen Teilungen keine weitere Kernteilung statt. Die vier Makrosporenkerne bilden unmittelbar den reifen Embryosack. Der oberste wird zum Kern der Eizelle, der unterste zum Antipodenkern; die zwei übrigen stellen Polkerne dar. Synergiden kommen niemals vor. Bei *Plumbagella* findet demnach die kleinste denkbare Zahl von Kernteilungen statt, die zur Ausbildung eines befruchtungsfähigen Embryosackes führen kann. In gleicher Weise verhalten sich die andern *Plumbaginaceae*. Der Pollenschlauch dringt, da Synergiden fehlen, ziemlich tief in den Embryosackraum herab, ehe er seinen Inhalt ergießt.

Es wurden noch untersucht von Dahlgren (1916) *Plumbago capensis*, *Pl. ceylanica* und *Ceratostigma plumbaginoides*.

Die Zellen des kräftig entwickelten Leitgewebes im Griffel haben oft kollenchymatisch verdickte, wellige Wände.

Pl. capensis besitzt sieben haploide Chromosomen. Die Haustorien von *Plumbago* spec. werden von Jönsson (1881) beschrieben. Doch scheint es Dahlgren (1916), daß Jönsson hier eine *Scrophulariacee* vor sich gehabt hat! (Fehlen der Schichtzelle, Haustorien!)

Bei *Pl. ceylanica* waren nach Ausbildung der Eizelle gelegentlich die drei anderen Kerne eng aneinandergeschmiegt, so daß eine Verschmelzung zu erwarten war. Der einzige Antipodenkern degeneriert frühzeitig und wird bisweilen vor der Befruchtung aufgelöst (Dahlgren 1916).

Gelegentlich kann die Antipodenzelle sehr groß werden und auch anormale Lagerung aufweisen.

Es ist wichtig, daß wir uns über die Bedeutung der vier Kerne im Embryosack der *Plumbaginaceae* klar werden. Zunächst ist ohne weiteres ersichtlich, daß die dritte synchrome Teilung im Embryosack ausgefallen ist. Daß die vier Kerne einerseits den vier Makrosporen entsprechen, ergibt sich aus den voraufgegangenen allotypischen Teilungen. Anderseits aber stellt der Embryosack morphologisch ein Prothallium dar und nach meiner Auffassung stellt die Eizelle hier die Zentralzelle, also die Mutterzelle für Eizelle und eine Synergide (Bauchkanalzelle) dar. Die drei anderen Kerne sind einfache Prothalliumkerne, von denen entweder nur zwei oder alle drei miteinander verschmelzen.

Würden wir annehmen, daß die Synergiden Schwesterzellen wären, so müßten die beiden obersten Kerne 1. der Synergidenmutterkern, 2. der Mutterkern von Ei- und oberem Polkern sein. Es müßte also ohne Zweifel der Synergidenmutterkern als Synergide und nicht als Eizelle fungieren; befruchtet werden müßte dann der obere Polkern (!).

Familie Staticeae.

Zwei Integumente, Embryosack achtkernig, Endosperm nuklear, Pollen anscheinend dreikernig.

Von Dahlgren (1916) wurden folgende Gattungen untersucht: *Acantholimon*, *Armeria*, *Goniolimon*, *Limoniastrum* und *Statice*. Vom Dache der Fruchtknotenhöhle hängt ein zapfenförmiger Obturator herab. Die Embryosackmutterzelle wird unmittelbar zum Embryosack.

Im Gegensatz zu den *Plumbaginaceae* haben die *Staticeae* einen achtkernigen Embryosack. Die Antipoden sind ziemlich vergänglich und nicht immer als Zellen ausgebildet. Der Pollenschlauch ergießt seinen Inhalt in die eine Synergide, die dann allein zerstört wird.

Bei *Armeria alpina* und *A. plantaginea* fanden sich Embryosäcke mit überzähligen Kernen bzw. Zellen, z. B. mit 3 Synergiden, 3 Polkernen und 5 Antipodenkernen, aber nur 1 Eizelle, oder 4 Synergiden, 2 Eizellen.

Von Billings (1901) liegen Untersuchungen vor über *Armeria plantaginea*, *A. vulgaris*, *Goniolimum elatum* und *Statice latifolia*. Sie stimmen in allen wesentlichen Merkmalen vollkommen überein. Achtkerniger Embryosack. Antipoden verschwinden bald nach der Befruchtung. Endosperm nuklear.

Bei *A. alpina* beobachtete Dahlgren (1916) dreikernige Pollenkörner.

5. Reihe Ebenales.

Familie Ebenaceae.

Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus. Bei den nordamerikanischen Arten ist Apogamie wahrscheinlich. Die Pollenkörner sind zweikernig. Es sind zwei oder ein Integument vorhanden, das innere bildet ein Tapetum.

Diospyros virginiana besitzt nach Hague (1911) zwei Integumente. Eine einzige Embryosackmutterzelle wird ausgebildet, die vier Makrosporen liefert, von denen die unterste zum Embryosack wird. Der achtkernige Embryosack ist klein, an der Mikropyle etwas zugespitzt und ruht auf einem stielartigen Vorsprung des Nuzellus. Ein Tapetum, aus den inneren Zellen des inneren Integuments gebildet, umgibt ihn ringsum. Die Antipoden degenerieren bald, so daß sie häufig nicht mehr aufzufinden sind. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus. Die reifen Pollenkörner enthalten zwei Kerne, den vegetativen und einen generativen. Die Pollenkörner sind verschieden groß. Die haploide Chromosomenzahl beträgt mindestens 30. In einem Falle wurde Polyembryonie beobachtet. Die Stadien der Befruchtung wurden nicht gefunden.

Von Woodburn (1911) wurden bei dieser parthenokarpen Pflanze verschiedene Hemmungen in der Ausbildung des Embryosackes festgestellt. Auch dieser Autor konnte keine Befruchtung feststellen, obwohl sich normales Endosperm entwickelt.

Longo (1909) gibt an, daß ohne Befruchtung die Zellen und Kerne des Embryosackes völlig absterben und sich dafür die Endothelelemente des inneren Integumentes durch Tangentialwände zu teilen beginnen. Schließlich wird der früher vom Embryosack innegehabte Raum ganz von dieser Integumentmasse beansprucht.

Die gleiche Art verhält sich also in Nordamerika anders als in Italien. Im ersteren Falle Weiterentwicklung des Embryosackes ohne Befruchtung, im zweiten Degeneration des Embryosackes.

Diospyros melanoxylon. Nach Warming (1913) ist die Samenanlage tenuinuzellat. Eine Schichtzelle wird nicht abgegeben. Integumenttapetum vorhanden.

D. Kaki. Embryosackentwicklung normal (Yasui 1915). Pollen einkernig (?), nur einmal zweikernig. Haploidzahl 28.

Familie Symplocaceae.

Nach Chirtoiu (1918) ist das Archespor einzellig. Entweder entwickelt sich die chalazale oder die zweitinnerste der vier Makrosporen zum achtkernigen Embryosack. Es findet Adventivembryonie, wahrscheinlich aus den Zellen des einzigen Integumentes statt.

Symplocos Klotzschii Brd. Ein Integument, keine Schichtzelle, Embryosacktapetum, Samenanlage tenuinuzellat, Archespor einzellig, vier Makrosporen, davon die chalazale oder die zweitinnerste zum Embryosack. Embryosack achtkernig, Adventivembryonie (Chirtoiu 1918).

6. Reihe Contortae.

Familie Oleaceae.

In den Pollenmutterzellen von *Syringa rothomagensis* = *S. chinensis* Willd. (Bastard von *S. vulgaris* und *S. persica*) finden sich nach Juel (1900) eine Anzahl Unregelmäßigkeiten vor, die sich sowohl auf ein abnormes Verhalten der sogenannten achromatischen wie auch der chromatischen Substanz zurückführen ließen. Unter anderem traten Juel Kerndurchschnürungsbilder entgegen; ferner fanden sich im peripheren Teil des Zytoplasmas zur Zeit der späten Prophasen der ersten Teilung und weiterhin Chromatinkörperchen oft in großer Anzahl vor, deren Auftreten Juel dadurch erklärt, daß der Kern der Zellen sich durchgeschnürt hat, und daß der eine Schwesterkern dann in Stücke zerfallen ist, die an die Wand gedrängt werden. Da sich bei *S. vulgaris* diese Chromatinkörperchen weit seltener vorfinden, so glaubt Juel in diesem abnormen Verhalten eine Bildungsabweichung vor sich zu sehen, welche von der hybriden Natur der genannten Art abhängt und zur Sterilität derselben beiträgt.

Die Nachuntersuchungen von Tischler (1908) stellten verhältnismäßig normalere Verhältnisse fest. In ganz wenigen Zellen sah Tischler auch Verkümmerung und Durchschnürung der Kerne (oder Kernverschmelzung??). Die Diakinese findet Tischler fast überall normal. Die Chromosomenzahl liegt zwischen 14 und 20, wahrscheinlich ist sie 16 (Tischler 1922). Bemerkenswert ist, daß bereits bei der Reduktionsteilung völlig irreguläre Spindeln auftreten. Manche Archesporzellen bleiben auch ganz ungeteilt, so daß man vielleicht von einem Vegetativwerden sprechen kann; hierfür dürfte auch das häufige Auftreten von Amitosen sprechen.

Die Pollensterilität ist kein Spezifikum des Bastards. Insbesondere für eine „Entmischung" des ♂ und ♀ Chromatins im Verlauf der Reduktionsteilung wurden durchaus keine Anhaltspunkte gefunden.

Nach Borgenstam (1922) handelt es sich bei diesen Unregelmäßigkeiten jedoch um Kälteeinflüsse (s. auch S. 129).

Bei *S. chinensis* strecken sich nach Tischler (1903) die Endothelzellen des Integuments, während der zwischen ihnen eingeschlossene Nuzellus degeneriert. Ähnliches kommt auch bei *S. persica* vor.

Jasminium nudiflorum soll nach Jönsson (1880) eine ähnliche Entwicklung des Archespors und der Tetraden wie *Benthamia fragifera* (s. dort) zeigen.

Fraxinus excelsior besitzt nach Billings (1901) ein einzelliges Archespor. Entwicklung normal.

Forsythia suspensa. Entwicklung nach Billings (1901) normal. Tapetum, einzelliges Archespor. Bei der Gartenform keine Befruchtung.

Familie Loganiaceae.

Zwischen *Buddleia* und *Spigelia* bestehen große Unterschiede, so daß die *Buddleiaceen* von den *Loganiaceen* zweckmäßig zu trennen wären.

Buddleia. Integumenttapetum vorhanden. Endosperm zellular, Haustorien, keine Rumination.

Spigelia. Integumenttapetum fehlend. Endosperm nuklear ohne Haustorien. Endosperm ruminierend.

Die Verhältnisse bei *Buddleia* erinnern in hohem Grade an gewisse *Scrophulariaceen* (*Digitalis*, *Scrophularia*, *Verbascum*), während in der Entwicklung von *Spigelia* nichts direkt gegen die vermutete Verwandtschaft mit den *Rubiaceen* spricht. (Vgl. jedoch das verschiedene Verhalten der Antipoden und des Endosperms.)

Spigelia splendens. Nach Dahlgren (1922) bildet die Embryosackmutterzelle vier Makrosporen, von denen die basale zum Embryosack wird. Im reifen Embryosack sind die Synergiden birnförmig mit stark verlängerten Spitzen, die Polkerne sind verschmolzen, und von den früh resorbierten Antipoden ist nichts mehr übrig. Um den Embryosack herum wird keine Tapetenschicht gebildet. Das Endosperm wird nuklear angelegt; bis zu 400 freie Kerne werden gebildet, ehe eine Teilung in der Eizelle erfolgt. Haustorien werden nicht gebildet.

Gelsemium nitidum besitzt nach Dahlgren (1922) keine Tapetenzellen um den Embryosack herum.

Geniostoma ebenfalls ohne Tapetenzellen um das Endosperm (Dahlgren 1922).

Buddleia curvifolia wurde von Dop (1913) untersucht. Das Endosperm wird zellular angelegt und bildet frühzeitig vier einkernige verzweigte Mikropylhaustorien und vier kürzere unverzweigte Chalazahaustorien. Um den Embryosack herum wird eine Tapetenschicht ausgebildet.

Buddleia Lindbergiana. Dahlgren (1922) fand gleichfalls ein von vornherein zellulares Endosperm, das im Mikropylarende verzweigte Haustorien entwickelt.

Familie Gentianaceae.

Bei verschiedenen *Gentiana*-Arten wird nach Guérin (1903) ein kräftiges Antipodengewebe ausgebildet, und zwar ist sowohl die Größe als auch die Anzahl der Zellen vermehrt. In extremen Fällen, z. B. bei *G. campestris*, füllt das Antipodengewebe den ganzen Embryosack aus, bis es vom Endosperm verdrängt wird.

Das Archespor ist einzellig, ein Integument, vier Makrosporen. Pollen zweikernig. Für *Gentiana carpathica* Wettst. gibt Schnarf (1923) ein Tapetenperiplasmodium (kein echtes!) an.

Nach Guérin (1925) werden bei *Sweertia* und *Gentiana* keine eigentlichen Tapetenzellen angelegt, sondern die Pollenmutterzellen liegen in Gruppen in einem sterilen Gewebe. Die anderen *Gentianaceen* verhalten sich normal, doch bleiben die Tapetenzellen bei *Chlora* und *Erythraea* einkernig, bei *Cicendia* werden sie später mehrkernig; bei diesen drei Arten sind die Pollenmutterzellen in einem Bogen aus ein oder zwei Zellreihen angeordnet. Bei *Menyanthes* und *Limnanthemum* sind die Tapetenzellen schon während des Synapsisstadiums mehrkernig, und hier bilden die Pollenmutterzellen einen rundlichen oder ovalen massiven Komplex. Man kann also feststellen, daß die Gruppen *Erythraeinae*, *Gentianinae* und *Menyanthoideae* sich durch die Anlage bzw. Verteilung der Pollenmutterzellen unterscheiden.

Es wurden untersucht: *Sweertia perennis* L., *Gentiana germanica* Willd., *Chlora perfoliata* L., *Erythraea centaureum* Pers., *Cicendia filiformis* Delarb., *Menyanthes trifoliata* L. und *Limnanthemum nymphaeoides* Link.

Die Unterfamilie *Gentianoideae* besitzt kein Integumenttapetum, die Antipoden sind häufig vermehrt, das Endosperm ist nuklear. Die Unter-

familie *Menyanthoideae* besitzt ein Integumenttapetum, die Antipoden sind stets in Dreizahl vorhanden, die Endospermbildung ist zellular. Soweit bei den einzelnen Arten kein Autor genannt ist, beziehen sich die Angaben auf Stolt (1921).

Unterfamilie Gentianoideae.

Soweit keine besonderen Angaben vorliegen, ist kein Integumenttapetum und nukleares Endosperm vorhanden.

Erythraea centaureum (L.) Pers. Drei Antipoden.

Voyria. Das Endosperm der *Voyria*-Arten wird nach Johow (1889) nuklear angelegt, obwohl bei gewissen Arten nur drei bis sechs Endospermzellen ausgebildet werden.

Voyria coerulea. Drei Antipoden.

Gentiana ciliata wurde von Hofmeister untersucht (1858). Es handelt sich um normale Entwicklung.

G. cruciata, G. asclepiadea, G. pneumonanthe, G. germanica, Erythraea elodes, E. centaureum zeigen nach Billings (1901) normale Entwicklung. Kein Tapetum, ein Integument.

G. nivalis L. Drei oder mehr Antipoden.

G. pneumanthe. Drei Antipoden.

G. ciliata G. Drei Antipoden.

G. amarella L. Drei Antipoden.

G. crinita Fröl. Drei Antipoden.

G. uliginosa L. Mehr als sechs Antipoden.

G. carpathica Wettst. Tapetenperiplasmodium (kein echtes!) (Schnarf 1923).

G. amarella. Mehr als sechs Antipoden.

G. campestris L. Mehr als sechs Antipoden.

G. germanica. Mehr als sechs Antipoden.

G. tenella Rottb. Stets sechs Antipoden.

G. lutea L. Drei oder mehr Antipoden. Haploidzahl 21.

G. asclepiadea L. Drei oder mehr Antipoden.

G. tibetica King. Drei oder mehr Antipoden.

G. Walujewi Rgl. Drei oder mehr Antipoden.

G. cruciata L. Drei oder mehr Antipoden.

G. straminea Max. Drei oder mehr Antipoden.

G. acaulis L. Drei oder mehr Antipoden.

G. verna L. Drei oder mehr Antipoden.

G. procera. Denniston (1913) gibt als Haploidzahl etwa 40 an.

Sweertia longifolia Bois. Die „doppelte Befruchtung" wird von Jacobson-Paley (1920) beschrieben. Das Endosperm ist nuklear. Die Antipoden sind vermehrt und mehrkernig.

Halenia elliptica Don. Drei mehrkernige große Antipoden.

Exacum affine Balf. Drei Antipoden.

Chlora perfoliata (L.) Willd. Drei Antipoden.

Leiphaimos azurea. Die Haploidzahl ist 18 (Winge 1925).

Unterfamilie Menyanthoideae.

Menyanthes trifoliata besitzt nach Billings (1901) ein gut ausgebildetes Tapetum, welches jedoch nicht bis zum Eiapparat reicht. Das „Endosperm ist von vornherein solid" (?).

Die nachfolgenden Arten haben nach Stolt (1921) ein Integumenttapetum, drei Antipoden, zellulares Endosperm.

Menyanthes trifoliata L.

Villarsia reniformis R. Br.

Limnanthemum nymphaeoides (L.) Lk.

Familie Apocynaceae.

Die Pollentetradenbildung erfolgt zum Teil nach dem sukzedanen Typus, Pollen zum Teil dreikernig, eine Embryosackmutterzelle, vier Makrosporen, die innerste entwickelt sich zum Embryosack (Guignard 1917).

Bei *Vinca minor* stellte Strasburger (1884) einen generativen Kern im Pollenkorn fest, bei *Amsonia salicifolia* dagegen zwei.

Vinca (*Lochnera*) *rosea*. Es erfolgt nach Täckholm und Söderberg (1918) in den Pollenmutterzellen simultane Wandbildung.

Amsonia salicifolia und *Apocynum androsaefolium* wurden von Billings (1901) untersucht. Endospermbildung nach dem nuklearen Typus.

Apocynum androsaemifolium. Es werden vier Makrosporen nach Frye und Blodgett (1905) gebildet, von denen entweder die unterste oder eine andere zum Embryosack wird. Die Wandbildung in den Pollenkörnern ist sukzessiv. Der Nuzellus besteht aus nur einer Zellage.

Familie Asclepiadaceae.

Die *Asclepiadaceen* besitzen dreikernige Pollenkörner mit zwei Spermazellen. Das Endosperm wird zellular oder nuklear angelegt. Suspensorhaustorien. Samenanlage tenuinuzellat.

Periploca graeca. Die Pollenentwicklung wird von Guignard (1903) beschrieben.

Asclepias. Die Pollenentwicklung bei *A. cornuti* beschreibt Strasburger (1901) und stellt damit ältere Angaben, die das Vorkommen von Zentrosomen bei den Teilungen der Pollenmutterzellen von *Asclepias* angaben, sowie die Anschauung, daß bei *Asclepias* die Pollenmutterzellen unmittelbar zum Pollenkorn würden, richtig.

Auffällig erscheint, daß die Pollenmutterzellen bei *Asclepias* in Teilung eintreten, ohne sich zuvor zu trennen und abzurunden, und daß sie beide Teilungen in derselben Richtung vollziehen. Es wurde die haploide Chromosomenzahl 10 gefunden. (Von Stevens 1898 und Gager 1902 wird jedoch die Haploidzahl 12 angegeben.) Die Chromosomen sind sehr klein, was umso mehr auffällt, als die ruhenden Kerne dieser verhältnismäßig großen Zellen einen bedeutenden Durchmesser aufweisen. Eine sehr schmächtige Kernspindel mit fein ausgezogenen Enden geht aus diesen Kernen hervor. Die Kerne der Tochterzellen erreichen den vollen Ruhezustand und fallen dann wieder durch ein großes Kernkörperchen und sonstige Inhaltsarmut auf. In der Vorbereitung zum weiteren Teilungsschritt strecken sich die Kerne lang spindelförmig. Der zweite Teilungsschritt erfolgt in derselben Richtung wie der erste, so daß nach seinem Abschluß jede Pollenmutterzelle in vier hintereinanderliegende Zellen zerlegt erscheint. Sowohl die einzelnen Pollenreihen wie auch die Pollenzellen in jeder Reihe sind durch sehr zarte Wände getrennt, die alsbald etwas verdickt werden. Eine stärkere Verdickung erfährt nur die gemeinsame Außenwand des Polliniums. Erst kurz vor der Reife wird in jedem Pollenkorn die Teilung ausgeführt. Die

doppelschichtigen Tapetenzellen bleiben bis in diese Entwicklungsstadien hinein erhalten und haben nur zum Teil ihren Inhalt eingebüßt.

Gleichzeitig erschien eine Arbeit von Frye (1901), die sich auch mit der Pollenbildung der *Asclepiadaceen* befaßte. Untersucht wurden *Asclepias cornuti* Dec., *A. tuberosa* L., *A. phytolaccoides* Pursh., *A. incarnata* L., *A. verticillata* L., *Acerates viridiflora* Eaton und *A. longifolia* Ell.

Frye kommt zu dem gleichen Ergebnis wie Strasburger; außerdem ist noch hervorzuheben, daß er für *Asclepias tuberosa* die haploide Chromosomenzahl fünf angibt; ferner macht er auf intensiv wie Chromatin sich färbende Körperchen im Plasma der vegetativen Zelle aufmerksam und gibt schließlich das häufige Vorkommen von dreikernigen Pollenkörnern an.

Für *A. Sullivantii* Engelm. gibt Frye (1902) etwa fünf, für *A. verticillata* etwa acht haploide Chromosomen an.

Gager (1902) rollte in seiner Arbeit über *A. cornuti* zuerst die Frage auf, wie die generative Zelle in die vegetative des Pollenkorns hineingelange. Da ihm seine Bilder nicht die nötige Klarheit verschafften, gelangte er zu der Annahme, daß die größere vegetative Zelle die kleinere generative umwachse, sie also in sich aufnähme.

Wefelscheid (1911) befaßt sich gleichfalls mit der Bildung der generativen Zelle bei *A. cornuti* und beschreibt auch die Teilung der generativen Zelle, doch glaubt er seine abweichenden Beobachtungen über diesen Teilungsschritt darauf zurückführen zu müssen, daß das Material bei der Fixierung einen krankhaften Eindruck machte.

Bei der Teilung der generativen Zelle werden nach Finn (1925) zwei Spermazellen gebildet, die Spermazellen bleiben auch im Pollenschlauch und nach dem Eindringen in den Embryosack vorhanden. Ein Eindringen von männlichem Zytoplasma in die Eizelle konnte jedoch nicht festgestellt werden.

Nach Frye (1902) kann sich jede der vier Makrosporen zum Embryosack entwickeln. Bei der Tetradenteilung der Makrospore teilt sich häufig die eine Tochterzelle früher als die andere, so daß dann anscheinend nur drei Makrosporen gebildet werden. Die Befruchtung kann sowohl vor als nach der Verschmelzung der Polkerne erfolgen. Die „doppelte Befruchtung" wurde nur in einem Fall beobachtet, wo der zweite Spermakern mit dem unteren Polkern kopulierte.

Gelegentlich ist die Zahl der Antipoden vermehrt.

Die Endospermbildung erfolgt zuerst durch freie Kernteilung; nachdem 8—16 Kerne gebildet sind, erfolgt Wandbildung. Das Endosperm ist an der Chalaza großzelliger als an der Mikropyle, weil im oberen Teile die Teilungen nach der Wandbildung schneller erfolgen.

Nach Dahlgren (1923) bildet sich das Endosperm von *A. cornuti* rein zellular.

Dop (1902) untersuchte die Pollenentwicklung von *Asclepias mexicana* Car., *Vincetoxicum nigrum* Moench., *Gomphocarpus fruticosus* R. Br., *Marsdenia erecta* R. Br., *Arauja albens* Don., *Staphelia variegata* L.

Staphelia variegata. Dop (1902) beschreibt außer der Pollenentwicklung auch die Embryosackentwicklung. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen. Zwei dieser Zellen sollen zu einer verschmelzen, die den Eiapparat, die Synergiden und den sekundären Embryosackkern bildet, während die beiden andern die Antipoden bilden sollen (!).

Vincetoxicum. Von Chaveaud (1892) wurde mitgeteilt, daß die Polyembryonie, die bei *V. nigrum* und *medium* normalerweise auftritt, darauf zurückzuführen sei, daß mehrere Zellen am oberen Ende des Eiapparates befruchtet würden. Außerdem sollen die Pollenmutterzellen nur eine einzige Teilung erfahren, während im Pollenschlauch vier bis fünf verlängerte Körperchen für ebenso viele generative Kerne gehalten wurden.

Eine Aufklärung über die wirklichen Verhältnisse und die Ursache der Polyembryonie bringt Seefeldner (1912). Die Embryosackmutterzelle von *Cynanchum vincetoxicum* bzw. *C. laxum* teilt sich in zwei Zellen, von denen sich die untere zum Embryosack entwickelt, während die obere zugrunde geht. Der reife Embryosack besitzt einen typischen Eiapparat, der aus einer Eizelle und zwei birnförmigen, mit großen Vakuolen versehenen Synergiden besteht. Die Antipoden bleiben im Verhältnis zu den übrigen Elementen des Embryosackes klein und verschwinden später ganz. Die beiden Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung miteinander. Die Polyembryonie, die sehr oft auftritt, ist darauf zurückzuführen, daß sich aus den ersten basalen Teilungsprodukten der befruchteten Eizelle durch weitere unregelmäßig verlaufende Teilungen ein regellos gebauter Zellkomplex (Vorkeimträger) entwickelt, aus dem sich mehrere Vorkeime bzw. Embryonen differenzieren können. Die Bildung des Embryokörpers aus dem einzellreihigen Vorkeimstadium beginnt mit dem Auftreten einer dreischneidigen Scheitelzelle. Auch wurde beobachtet, daß sich aus dem Vorkeimträger ganze abgerundete Zellkomplexe als Vorkeime in das Endosperm vorstülpen.

Die Entwicklung der Pollenkörner bei *Cynanchum vincetoxicum* verläuft nach Strasburger (1901) in der gleichen Weise wie bei *Asclepias.* Nach Seefeldner (1912) hat das reife Pollenkorn drei Kerne. Die Pollenkörner sind zu Pollinien verbunden. An manchen Blüten wurde die Beobachtung gemacht, daß die Pollenkörner bereits in den Staubblättern Pollenschläuche trieben.

Das Endosperm wird zuerst vielkernig angelegt, später erfolgt erst Zellwandbildung.

In drei Präparaten fand Seefeldner das Endosperm schön entwickelt und im oberen Teil des Embryosackes bzw. noch in der Mikropyle die zwei generativen und den vegetativen Kern gut erhalten. Die Eizelle fehlte vollständig, was Seefeldner auf Verkümmerung zurückführt. Da also die beiden generativen Kerne noch gut erhalten seien, soll die Endospermbildung ohne Betätigung eines generativen Kerns vor sich gegangen sein.

Hervorzuheben ist endlich noch, daß der Vorkeimträger sich zu einer Art von Mikropylhaustorium entwickelt.

Billings (1901) untersuchte *Vincetoxicum officinale.* Normaler achtkerniger Embryosack, ein Integument. Die befruchtete Eizelle bildet nicht die zuerst gewöhnlich auftretende Zellreihe. Die ersten Teilungen des Suspensors erzeugen ein kegelförmiges Gewebe, welches sich in den Winkel zwischen Embryosack und Mikropyle einschiebt. Sobald diese Papille ein wenig größer wird, entwickelt sich an ihrem Ende der fadenförmige untere Teil des Suspensors. Also ein Suspensorhaustorium vorhanden!

Die Befruchtung und Polyembryonie wurde auch noch von Guignard (1922) beschrieben.

Vincetoxicum nigrum und *V. officinale* haben in den Pollenkörnern nach Finn (1926) ausgebildete Spermazellen, welche auch im Pollenschlauch erhalten bleiben.

7. Reihe Tubiflorae.

Pollen zwei- oder dreikernig, ein Integument.

Familie Convolvulaceae.

Nach Peters (1908) gibt die Archesporzelle bei *Convolvulus*- und *Cuscuta*-Arten Schichtzellen nach außen ab; eine Erscheinung, die sonst in tenuinuzellaten Samenanlagen nicht vorkommt. Svensson (1925) spricht jedoch die Ansicht aus, daß es sich möglicherweise um epidermale Derivate und nicht um echte Schichtzellen handle. *Convolvulus sepium* und *Cuscuta Gronovii* bilden große Suspensoren aus, die wahrscheinlich als Haustorien funktionieren (Macpherson 1921). Endosperm nuklear.

Ipomoea purpurea. Die Pollenentwicklung und besonders auch die Entwicklung der Pollenwand wird von Beer (1911) beschrieben. Die Pollenkörner sind zweikernig.

Convolvulus. Nach Macpherson (1921) ist hier Polyembryonie die Regel; die zahlreichen Embryonen entwickeln sich aus den Synergiden (?). Die Endospermbildung ist nuklear.

Cuscuta. Das Endosperm von *Cuscuta* wird durch freie Kern- und nachfolgende simultane Zellwandbildung ausgebildet (Coulter und Chamberlain 1903, Macpherson 1921). Thoday (1911) beschreibt das Eindringen der Haustorien von *Cuscuta* in die Wirtspflanze. Die Zellen der Spitze verlängern sich sehr, und jede bildet eine Art Hyphe von großen Dimensionen. Diese haben alle Kennzeichen von sekretorischen Zellen. Das Protoplasma ist sehr dicht, und die Kerne sind außerordentlich groß. An der Spitze dieser hyphenartigen Elemente findet man oft zwei bis fünf Kerne, später umgibt sich jedoch jeder Kern mit einer Zellwand.

C. lupuliformis. Asplund (1920) bestätigte die Befunde von Peters (1908) über die Abgabe von Schichtzellen durch die Archesporzelle. Möglicherweise handelt es sich hier jedoch nach Svensson (1925) um aus der Epidermis hervorgegangene Zellagen. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus (Dahlgren 1922).

Pharbitis purpurea bildet nach Dahlgren (1922) das Endosperm durch freie Kernteilung.

Familie Polemoniaceae.

Pollen zweikernig. Samenanlagen unitegminat, tenuinuzellat. Endosperm nuklear.

Cobaea scandens. Lawson (1898) gibt etwa zwölf haploide Chromosomen an. Über die Tapetenzellen der Antheren berichtet Bonnet (1912). Juel (1915) gibt für *Cobaea* Periplasmodienbildung in den Antheren an, doch können wir in Anlehnung an Tischler (1915) bei *Cobaea* nicht von echter Periplasmodienbildung sprechen. Über die Zellteilung in den Pollenmutterzellen berichtet Farr (1920): *C. scandens* var. *alba* bildet keine Zellplatten bei der Tetradenteilung; die zugehörigen Protoplasten werden durch eine hyaline „area“ abgegrenzt, wie z. B. auch bei Pilzen (*Pilobolus* und *Fuligo*). Die Tetradenteilung findet nach dem Furchungsschema statt.

Von Billings (1901) wurden untersucht *Polemonium flavum*, *P. coeruleum*, *P. lacteum*, *Collomia coccinea*, *Gilia tricolor*, *G. capitata*, *Phlox Drummondi* und *Leptosiphon androsace*. Ein Integument. Embryosacktapetum. Achtkerniger Embryosack, Antipoden verschwinden bald, nukleares Endosperm.

Gilia millefoliata Fisch. et Mey. besitzt nach Schnarf (1921) 16 Gemini. Die Embryosackbildung ist normal, der Nuzellus wird völlig resorbiert. Die Antipoden gehen bald zugrunde. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus. Haustorien werden nicht gebildet.

G. capitata. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nuklearen Typus (Dahlgren 1922).

G. androsace. Billings gibt hierfür (= *Leptosiphon androsace*) Haustorienbildung an, ähnlich wie bei *Linum*. Billings sah auch die Zellwand zwischen Haustorium und Endosperm.

Phlox Drummondi. Billings (1901) gibt eigenartige Bildungen an der Mikropyle an. Vielleicht handelt es sich um ein Suspensorhaustorium? Kelly (1920) gibt als Diploidzahl 14 an.

Familie Hydrophyllaceae.

Nach Svensson (1925) verläuft die Pollentetradenbildung nach dem simultanen Typus. Die Tapetenzellen bleiben einkernig, Periplasmodien werden nicht gebildet. Eine einzige subepidermale Archesporzelle wird angelegt, ein Integument wird gebildet, keine Schichtzelle. Ein großes Integumenttapetum ist vorhanden. Vier Makrosporen. Drei Antipodenzellen, die frühzeitig degenerieren. Die reifen Embryosäcke zeichnen sich durch ihren Reichtum an Stärke aus. Porogamie. Endosperm sowohl zellular wie nuklear. Meistens ist das Endosperm zellular, es finden sich teils die Übergangsstadien zum nuklearen Endosperm, teils Spezialisierungen durch Haustorien. Die befruchtete Eizelle teilt sich sehr spät. Die Embryonen im reifen Samen sind sehr klein, die Hauptmasse des Samens wird vom Endosperm gebildet.

Hydrophyllum canadense. Die Haploidzahl ist nach Winkler (zitiert in Tischlers Karyologie) 9.

Nemophila insignis. Endosperm zellular mit mikropylarem und chalazalem einkernigem Haustorium (Svensson 1925). Das chalazale Haustorium besitzt meistens eine schlauchförmige, gegen den Funikulus gerichtete Seitenausbuchtung, die nicht selten in das Plazentaparenchym eindringt. Hofmeister (1858) gibt als erste Teilung eine Längsteilung des Endosperms an, er findet aber ferner, daß „sich das zellenleere untere Ende des Embryosackes nicht unbeträchtlich dehnt", d. h. also, es findet sich anscheinend ein chalazales Haustorium.

N. aurita. Die Haploidzahl ist nach Svensson (1925) 12. Endosperm wie *N. insignis*, doch ist das mikropylare Haustorium zu einem langen Schlauch verlängert (Svensson 1925).

N. nemorosa. Nach Jönsson (1881) degenerieren die Antipoden bei der Reifung des Embryosackes, die Polkerne verschmelzen. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren unterste sich zum Embryosack entwickelt. Der Embryosack ist an der Mikropyle spitz und an dem Chalazateil sehr weit, so daß er im Längsschnitt ein gleichseitiges Dreieck darstellt. Bemerkenswert sind die als „Mantellager" bezeichneten

Tapetenzellen des Nuzellus. Die Endospermbildung erfolgt durch sukzessive Zellteilung.

Phacelia. Billings (1901) untersuchte *Phacelia congesta*, *Ph. tanacetifolia* und *Ph. Whitlavia*. Ein Integument, Embryosacktapetum, Leitungsgewebe von der Chalaza zum Embryosack, achtkerniger Embryosack.

Ph. congesta. Rein zellulares Endosperm (Svensson 1925).

Ph. viscida. Die chalazale Endospermzelle bildet ein kräftiges Haustorium, aber erst, nachdem sich viele Endospermzellen gebildet haben (Svensson 1925).

Ph. divaricata. Endosperm wie bei *Ph. viscida* (Svensson 1925).

Ph. linearis, *Ph. fimbriata*, *Ph. Whitlavia* und *Ph. grandiflora.* Endosperm zellular (Svensson 1925).

Ph. Parryi. Zuerst bilden sich vier Zellen im Endosperm, dann wird in jeder dieser Zellen ein nukleares Endosperm angelegt (Svensson 1925).

Ph. tanacetifolia. Die Nuzellusepidermis wird nach Svensson (1925) durch den reifenden Embryosack nicht resorbiert. Endosperm nuklear. Im basalen Teile des Embryosackes sind die Endospermkerne größer.

Ph. malvifolia. Das Endosperm wird nach dem nuklearen Typus gebildet (Svensson 1925). Der basale Teil ist zu einem schlauchförmigen Haustorium verlängert.

Romanzoffia sitchensis. Endosperm zellular (Svensson 1925).

Hydrolea spinosa. Die Haploidzahl ist nach Svensson (1925) 20. Bei ausgebliebener Befruchtung zeigt sich eine deutliche Tendenz zur Parthenokarpie, Embryonen und Endosperme werden dann nicht gebildet.

Familie Borraginaceae.

Die Pollenbildung ist simultan, Tapetenperiplasmodien werden nicht gebildet. Die Pollenkörner sind dreikernig. Ein Integument. Samenanlage tenuinuzellat (keine Schichtzelle). Die Unterfamilien zerfallen in zwei Hauptgruppen, die *Cordioideae*, *Ehretioideae* und *Heliotropioideae* einerseits und die *Borraginoideae* anderseits. Die erstere Gruppe besitzt einen terminalen Griffel, ein Integumenttapetum und zellulares Endosperm mit einem mikropylaren Haustorium, während die zweite Gruppe einen gynobasischen Griffel, kein Integumenttapetum, ein zellulares Endosperm ohne mikropylares Haustorium mit der Entwicklungstendenz zu einem chalazalen Haustorium und nuklearen Endosperm besitzt.

Unterfamilie Cordioideae.

Griffel terminal. Integumenttapetum.

Cordia spec. (aus Südamerika). Samenanlagen typisch tenuinuzellat. Vier Makrosporen (Svensson 1925).

Unterfamilie Ehretioideae.

Griffel terminal. Integumenttapetum.

Ehretia macrophylla Wall. Die Epidermiszellen im Nuzellus teilen sich periklin (Svensson 1925).

Unterfamilie Heliotropioideae.

Periplasmodien werden nicht gebildet, die Pollentetraden folgen dem simultanen Typus. Der Griffel ist nicht gynobasisch, sondern terminal. Die Nuzellusepidermis bildet Nuzelluskappen aus. Integumenttapetum

vorhanden. Endosperm zellular mit mikropylarem Haustorium. Suspensor lang. Die von Svensson (1925) untersuchten *Heliotropium europaeum* L., *H. parviflorum* L., *H. messerschmidioides* O. Ktze., *H. peruvianum* L., *Tournefortia hirsutissima* L. verhielten sich alle gleich.

H. europaeum. Nach Svensson (1925) ist die Haploidzahl 12. Es werden vier Makrosporen gebildet. Die drei Antipoden erfahren eine Teilung, so daß sechs Antipoden gebildet werden, die aber bald degenerieren. Die Vermehrung der Antipoden wurde schon von Rosanoff (1866) beschrieben. Das Endosperm wird nach dem zellularen Typus gebildet (Rosanoff 1866, Hegelmaier 1886, Guignard 1893), doch wird die mikropylare Zelle zu einem Haustorium umgebildet (Svensson 1925), sie ist sehr plasmareich und bildet Zellulosebalken aus. Der Suspensor ist lang und schlauchförmig.

Unterfamilie Borraginoideae.

Der Griffel ist gynobasisch. Ein Integumenttapetum wird nie entwickelt. Bei *Cynoglosseen* und *Myosotis* ist das Integument rüsselförmig verlängert. Vier Makrosporen, nur bei *Anchusa* und *Lycopsis* zwei. Die Antipoden gehen sehr schnell zugrunde. Bei *Symphytum officinale* werden nur drei Antipodenkerne gebildet, bei *Lycopsis arvensis*, *Anchusa officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Nonnea lutea* und *Echium creticum* wird nur eine dreikernige Antipodenzelle angelegt. Bei allen *Anchuseen* wird ein seitlicher Divertikel im Embryosack angelegt. Die Endospermbildung ist ursprünglich zellular und zeigt dann verschiedene Übergänge zu einem chalazalen Haustorium und zum nuklearen Typus. Zellular ist das Endosperm bei *Myosotis*. Bei den *Eritrichieen* wird durch die erste Teilung des Endospermkerns eine Zellwand gebildet, dann entwickelt sich im mikropylaren Teil ein zellulares, im chalazalen Teil ein nukleares Endosperm. Bei *Echium* bildet der Endospermkern bei der ersten Teilung eine Zellwand, der so entstandene Basalapparat enthält einige Kerne, das Hauptendosperm bildet sich nuklear. Bei den meisten *Anchuseen* und mehreren *Lithospermeen* ist die Bildung des Basalapparates insofern verzögert, als die Abgrenzung erst nach dem zweiten synchromen Teilungsschritt des Endospermkerns erfolgt. Bei *Borrago* und *Onosma* ist die Reduktion der Zellwandbildung so weit vorgeschritten, daß nur noch ein nukleares Endosperm angelegt wird.

Mit Ausnahme von *Borrago* und *Lycopsis* bildet der Embryo einen Suspensor aus.

Cynoglossum officinale. Vier Makrosporen (Svensson 1925), gelegentlich kann die obere Dyadenzelle ungeteilt bleiben.

Lappula echinata. Vier Makrosporen (Svensson 1925). Es wird durch die erste Teilung des Endospermkerns eine longitudinale Wand angelegt, die frei endigt, dann wird im mikropylaren Teil ein zelliges, im chalazalen Teil ein nukleares Endosperm angelegt.

Asperugo procumbens. Vier Makrosporen (Svensson 1925). Endospermbildung wie bei *Lappula.*

Krynitzkya barbigera. Endospermbildung wie bei *Lappula* (Svensson 1925).

Symphytum officinale. Pollen dreikernig (Strasburger 1884), vier Makrosporen (Svensson 1925). Es werden nur Antipodenkerne gebildet, die bald degenerieren. Endospermbildung wie bei *Lycopsis.* Die lateralen Endospermzellen wurden von Lötscher (1905) als

Antipoden angesehen. Hegelmaier (1886) deutete diese Zellen bereits richtig.

S. „uplandicum“. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1922, 1925).

Borrago officinalis. Nach Dahlgren (1922), Guignard (1902) erfolgt die Endospermbildung nach dem nuklearen Typus. Der Nuzellus ist nach Svensson (1925) gut entwickelt und die Embryosackmutterzelle durch mindestens eine Zellschicht an den Seiten von der Nuzellusepidermis getrennt. Vier Makrosporen. Endosperm nuklear (Hofmeister 1858, Hegelmaier 1886, Went 1887, Guignard 1893, Dahlgren 1922, Svensson 1925).

Anchusa officinalis. Pollen dreikernig (Strasburger 1884). Zwei Makrosporen (Svensson 1925), der Kern der oberen bleibt ungeteilt. Endospermbildung wie bei *Lycopsis*.

A. sempervirens. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

A. italica. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

Lycopsis arvensis. Zwei Makrosporen (Svensson 1922, 1925), der Kern der oberen bleibt ungeteilt. Das Endosperm bildet zuerst vier freie Kerne, dann bildet sich zwischen je zweien eine Plasmahaut. Das chalazale bzw. laterale Endosperm vollzieht nur noch eine Kernteilung, so daß es vierzellig wird, während das zentrale sich nach dem nuklearen Typus weiterentwickelt.

Pulmonaria officinalis. Pollen dreikernig (Strasburger 1884); Kernverschmelzungen im Endosperm (Strasburger 1880). Vier Makrosporen (Svensson 1925). Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1922, 1925).

P. mollissima. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

Nonnea lutea. Pollen dreikernig (Strasburger 1884). Vier Makrosporen (Svensson 1922, 1925). Endospermbildung wie bei *Lycopsis*.

N. rosea. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

N. nigricans. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

N. flavescens. Vesque (1878) beobachtete schon die lateralen Endospermzellen, hielt sie aber für Makrosporen.

Lindelofia longiflora. Von Svensson (1925) wurde ein abnormer Embryosack mit fünf Eizellen und einer Riesenantipode sowie zwei Polkernen beobachtet. Einmal wurde in einem sonst normalen Embryosack eine große Antipodenzelle mit drei großen Kernen beobachtet. In einem anderen Falle fand sich ein Embryosack mit umgekehrter Polarität.

Myosotis. Pollen dreikernig (Strasburger 1884). Das Integument ist rüsselförmig verlängert. Endosperm zellular (Svensson 1925).

M. arvensis. Vier Makrosporen (Svensson 1925).

M. micrantha. Haploidzahl 18—20 (Winge 1917).

M. versicolor. Haploidzahl etwa 30 (Winge 1917).

Lithospermum officinale. Vier Makrosporen (Svensson 1925). Endospermbildung wie bei *Lycopsis*.

Onosma echioides. Endosperm nuklear (Svensson 1925).

Cerinthe major. Vier Makrosporen (Svensson 1925). Endospermbildung wie bei *Lycopsis*.

C. alpina. Endospermbildung wie bei *Lycopsis* (Svensson 1925).

Echium plantagineum. Durch die Teilung des Endospermkerns wird ein Basalapparat gebildet, welcher dann in zwei Zellen geteilt wird, von denen jede mehrere Kerne enthält, das zentrale Endosperm ist nuklear.

Familie Verbenaceae.

Ein Integument, Pollen zweikernig. Endosperm mit Basalapparat, in der mikropylaren Zelle nukleares Endosperm.

Verbena angustifolia, *V. stricta*, *V. hastata*.

K a n d a (1920) beschreibt ein *Helobiae*-Endosperm für die Gattung *Verbena*. Die erste Teilung des Endospermkerns hat die Bildung von zwei Zellen zur Folge. Die untere Zelle wirkt als Haustorium. In der oberen Zelle sollen sich zuerst freie Kerne bilden, dann soll Zellwandbildung vom mikropylaren Ende anfangend einsetzen. D a h l g r e n (1923) bezweifelt dies und beruft sich auf H o f m e i s t e r, der für *V. officinalis* zellulare Endospermbildung angegeben hatte. Pollen zweikernig (K a n d a 1920), d. h. ältere Stadien gelangten nicht zur Beobachtung. Archespor einzellig, vier Makrosporen, die chalazale zum achtkernigen Embryosack. Der Kern des Basalapparates kann sich ein- oder zweimal teilen. (Nach C o u l t e r und C h a m b e r l a i n soll das Endosperm sich aus dem Basalapparat entwickeln, was sicher nicht zutreffend ist.)

V. angustifolia hat die Haploidzahl vier, während *V. hastata*, *stricta* und deren Zwischenformen die Haploidzahl sechs besitzen.

V. officinalis. Ein Integument ist vorhanden, eine Archesporzelle, die ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle wird. Die unterste der vier Makrosporen wird nach S c h n a r f (1925) zum achtkernigen Embryosack. Dieser vergrößert sich, wächst aus dem Integumenttapetum heraus, nachdem er den ganzen Nuzellus resorbiert hat. Das Endosperm wird zellular gebildet, in der zuerst abgegebenen Basalzelle vergrößern sich die Kerne und teilen sich, so daß hier ein chalazales zweikerniges Endospermhaustorium gebildet wird. Ein mikropylares Haustorium wird nicht angelegt. Anderseits findet sich folgende Angabe von H o f m e i s t e r (1858); die vielleicht auf ein mikropylares Haustorium hinweisen dürfte: „Das durch Teilung einer einzigen Mutterzelle entstandene Eiweiß bleibt einfach spindelförmig, die zellenleere, vom langen Embryonalschlauche durchlaufene obere Hälfte des Embryosackes ohne Aussackungen."

Avicennia officinalis besitzt nach T r e u b (1883) Endospermhaustorien. Das Endosperm tritt samt dem darin befindlichen Embryo aus der Mikropyle in die Fruchthöhle hinaus, eine einzige enorm große, sich reich verzweigende Zelle ausgenommen, die zunächst den Nuzellus, später auch die Plazenta nach allen Richtungen hin durchwuchert. Also ein Endospermhaustorium. Im Endosperm finden sich Sphaerokristalle, die T r e u b für Inulin hält (Hesperidin?).

Bei *Tectona grandis* sind die am unteren Teile des Embryoträgers auftretenden großen „Saugblasen" nach K o o r d e r s (1896) umgewandelte Endospermzellen, die mit dem Embryoträger innig verwachsen sind.

Clerodendron fragrans. N ě m e c (1910) berichtet über vielkernige Riesenzellen in den durch *Heterodera* verursachten Wurzelgallen. Die Zellen enthalten höchstens 16 Kerne. Die Kernteilung ist karyokinetisch, man bekommt jedoch die Teilungen sehr selten zu sehen. Später finden Kernverschmelzungen in den Riesenzellen statt.

Familie Labiatae.

Es findet sich ein Integument, einzelliges Archespor, keine Schichtzelle, vier Makrosporen, von denen stets die chalazale zum Embryosack wird. Integumenttapetum, kleiner Nuzellus, der vom Embryosack völlig verdrängt wird. Es kommen mikropylare und chalazale Haustorien vor. Bei *Satureja*, *Mentha*, *Salvia*, *Thymus* und *Brunella* sind beide Arten sehr schön ausgebildet; bei *Galeopsis*, *Lamium*, *Ballota* und *Physostegia* ist das mikropylare sehr mächtig, das chalazale reduziert; bei *Ajuga* ist nur ein kleines oberes, bei *Scutellaria* überhaupt keins zu finden.

Die Pollenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus; Periplasmodien sind nicht vorhanden. Die Pollen sind zweikernig. Die Samenanlagen tragen bei manchen Arten Trichome (Drüsenschuppen), selten kurzgestielte Köpfchenhaare.

Unterfamilie Ajugoideae.

Es wird nur ein kleines Mikropylhaustorium ausgebildet.

Ajuga reptans L. Nach Schnarf (1917) wird nur ein kleines Mikropylhaustorium mit zwei Kernen ausgebildet, die Chalazazone des Endosperms besteht aus langgestreckten, sehr inhaltsreichen, stark färbbaren Zellen. Die Reste der Antipoden kann man noch in späten Stadien der Endospermbildung deutlich erkennen. Trichome an den Samenanlagen fehlen.

Teucrium canadense. Nach Billings (1909) ist nur ein verhältnismäßig kleines mikropylares Haustorium vorhanden.

T. scorodonia, *T. chamaedrys* besitzen nach Guignard (1893) Drüsenschuppen auf den Samenanlagen, wogegen bei *T. botrys* Trichome fehlen.

Unterfamilie Prostantheroideae.

Es werden keine Haustorien gebildet.

Prostanthera violacea. Hofmeister (1858) gibt an, daß sich das obere Ende des Embryosackes bei Beginn der Bildung des Embryokügelchens mit geschlossenem Zellgewebe fülle.

Unterfamilie Scutellaroideae.

Es wird überhaupt kein oder nur ein kleines mikropylares Haustorium ausgebildet. Endosperm zellular. Es finden sich gestielte scheibenförmige Drüsen an der Samenanlage.

Scutellaria galericulata L. und *Sc. altissima* L. Schnarf (1917) beschreibt die gestielten Drüsenschuppen, die an der Außenseite des Integumentes in der Chalazaregion auftreten. Diese Drüsenschuppen besitzen seltener ein vierzelliges, meist ein kreisförmiges oder elliptisches Köpfchen, welches, wie aus der Lage der Zellwände zu erkennen ist, aus einem vierzelligen Köpfchen hervorgegangen ist.

Die erste Teilung des primären Endospermkerns vollzieht sich unter Bildung einer Querwand im engeren, vom Tapetum umschlossenen Teil des Embryosackes. Die zweite Wand ist meist eine zur ersten senkrechte Längswand, und beim dritten Teilungsschritte werden in der Regel wieder Querwände gebildet. Abweichungen kommen jedoch vor. Auch bei der Weiterentwicklung bleibt das Endosperm vollkommen zellular, doch sind

die dem mikropylaren Endospermteil angehörenden Zellen besonders inhaltsreich, und bisweilen zweikernig. Es sind hier also bereits die Tendenzen zur Entwicklung eines mikropylaren Haustoriums zu erkennen.

Sc. parvula. Billings (1909) gibt ein kleines Haustorium an, doch fehlen alle näheren Angaben über die Zellwandbildungen.

Unterfamilie Stachydoideae.

Es werden sowohl Mikropyl- als auch Chalazahaustorien ausgebildet.

Dracocephalum peltatum L. Nach Tulasne (1855) muß man vermuten, daß die obere Embryosackhöhle einen Auswuchs treibt, der unmöglich im Integument Platz haben kann, also extraovular ist, wie bei *Galeopsis.*

Brunella vulgaris L. Trichombildungen auf dem Integument fehlen nach Schnarf (1910). Es wird ein mikropylares und ein chalazales, je zweikerniges Haustorium gebildet.

Physostegia virginiana (L.) Barth. Untersuchungen von Sharp (1911) ergaben, daß keine Schichtzelle abgegeben wird und aus der Embryosackmutterzelle vier Makrosporen gebildet werden, von denen die innerste zum Embryosack wird. Die Antipoden liegen in einer seitlichen Ausbuchtung und kommen häufig in größerer Anzahl vor. Eine am Embryosack liegende Antipode wird zweikernig und vergrößert sich, während die andern Antipodenzellen degenerieren; vielleicht dient sie als Haustorium, da auch die Gefäßbündel des Funikulus hier münden. Der Chalazateil des Embryosackes füllt sich nach der Befruchtung mit zelligem Endosperm; der Mikropylarteil enthält nur wenig Kerne und degeneriert, nachdem der Embryo in das Chalazalendosperm eingedrungen ist.

Während Sharp angibt, daß der ersten zur Bildung des Endosperms führenden Kernteilung sofort eine Wandbildung in der Mediane des seitlichen Sackes nachfolge, ist Ernst in seinem Referat der genannten Arbeit (Zeitschr. f. Bot. 1912) der Ansicht, daß diese Teilung nicht die erste, sondern die zweite Endospermteilung ist und bei der ersten Teilung die Haustoriumzelle abgeteilt worden ist, die über den Antipoden liegt und von der Sharp annimmt, daß sie aus der obersten Antipodenzelle hervorgehe.

Auch Jacobsson-Stiassny (1914) und Schnarf (1917) sehen hierin ein basales Endospermhaustorium.

Phlomis tuberosa. Němec (1910) beschreibt die vielkernigen Riesenzellen sowie die in diesen stattfindende Kernverschmelzung bei den durch *Heterodera* verursachten Wurzelgallen.

Lamium amplexicaule. Das Mikropylhaustorium mit zahlreichen freien Kernen wurde schon von Hofmeister (1858) beschrieben. Billings (1909) erwähnt das chalazale kleine Haustorium, doch betont er, daß es keine Zellkerne enthalte.

L. amplexicaule × *L. hybridum.* Nach Jörgensen (1923) hat *L. hybridum* die Haploidzahl 18, *L. amplexicaule* die Haploidzahl 9. Die Reduktionsteilung des sterilen Bastards verläuft nach dem *Drosera*-Schema mit 9 bi- und 9 univalenten Chromosomen.

L. purpureum. Das mikropylare Haustorium wurde schon von Hofmeister (1858, 1859) beobachtet. In Abb. 8 und 9, Taf. 24, zeichnet er auch das kleine chalazale Haustorium.

L. maculatum. Hofmeister (1858) sah bereits das mikropylare

Haustorium. Strasburger (1879) beschrieb die Embryosackentwicklung. Es werden gelegentlich zwei Embryosackmutterzellen angelegt. Schnarf (1917) gibt an, daß die Endospermbildung wie bei *L. album* und *luteum* verlaufe.

L. album. Soltwedel (1882) beschreibt das vielkernige mikropylare Haustorium. Schnarf (1917) gibt am chalazalen Ende einen kurzen, leeren oder mit Zelldetritus erfüllten Kanal an, welcher früher die Antipoden und eine vergängliche, zweikernige, basale Endospermzelle enthielt.

L. luteum verhält sich nach Schnarf (1917) wie *L. album.*

Bei den *Lamium*-Arten finden sich Trichome auf der Außenseite des Integuments.

Galeopsis sect. *Tetrahit.* Es wurden *G. pubescens* Bess., *G. tetrahit* L., *G. bifida* Bönn und *G. speciosa* Mill. von Schnarf (1917) untersucht. Gelegentlich finden sich zwei Archesporzellen. Bei der Endospermbildung wird zuerst eine kleine Basalzelle abgegeben, die später zweikernig wird; ferner wird ein mehrkerniges mikropylares Endospermhaustorium gebildet. Bald sammeln sich die Kerne des Mikropylarhaustoriums an der Stelle der Innenwand des Integuments, die nach der Außenseite zu liegt, hier erfolgt dann ein Durchbruch. Der Haustorialschlauch legt sich dann dem Endokarp an, und vermutlich werden Assimilationsprodukte des Endokarps an das Haustorium abgegeben.

G. sect. *Ladanum.* Die beiden Arten *G. Ladanum* L. und *G. angustifolia* Ehrh. unterscheiden sich nach Schnarf (1917) dadurch besonders von der vorhergehenden Sektion, daß sich die freien Endospermkerne am Scheitel des Embryosackes, in der unmittelbaren Nähe des Eiapparates, sammeln und einen weiten Kanal, knapp neben dem Mikropylkanal, erzeugen. Die Spitze der Samenanlage enthält im Gegensatz zu der Sect. *Tetrahit* keinerlei verholztes Gewebe.

Ballota nigra L. Es wird ein kleines zweikerniges Chalazahaustorium und ein sehr großes vielkerniges Mikropylhaustorium gebildet (Schnarf 1917). Das Integument ist zum Teil dicht mit Drüsenschuppen besetzt.

Stachys palustris L. und *St. silvatica* L. Einige Angaben über das mikropyle Haustorium der ersteren Art bringt Billings (1909). Schnarf (1917) untersuchte vor allem die zweite Art und stellte ein zweikerniges chalazales Haustorium und ein riesiges vielkerniges Mikropylhaustorium fest. Das chalazale Haustorium verschwindet bald. Das Integument ist mit Drüsenschuppen besetzt.

Salvia. Trichombildungen fehlen am Integument. Pollen stets zweikernig. Tapetenzellen zwei-, drei- (?) und vierkernig. Häufig Kernverschmelzung. Kein Periplasmodium (Guérin 1917, 1919).

S. pratensis. Die Entwicklung des Embryosackes beschreibt Guignard (1882). Schnarf (1917) beschreibt die beiden Endospermhaustorien. Die Makrosporenentwicklung wird von Jönsson (1881) geschildert.

S. glutinosa. Die Endospermentwicklung wird von Schnarf (1917) angegeben.

S. azurea und *S. lanceolata.* Billings (1909) untersuchte die Endospermbildung bei diesen beiden Arten.

Satureja vulgaris (L.) Fritsch. Die Embryosackentwicklung verläuft nach dem *Sympetalen*-Typus. Nach Schnarf (1917) entwickelt sich das Endosperm in der Weise, daß zuerst eine Querwand gebildet wird, wodurch

die zweikernige basale Endospermzelle gebildet wird. In der darüber liegenden entsteht eine Längswand genau in radialer Richtung; zu beiden Seiten derselben teilen sich die Zellen weiter durch Querwände. Das Mikropylhaustorium vergrößert sich sehr und treibt einen mächtigen, schräg seitlich und abwärts gerichteten Schlauch. Im mikropylaren Haustorium finden sich ebenfalls zwei Kerne. Trichombildungen kommen an den Samenanlagen nicht vor.

S. acinos (L.) Scheele. Diese Art verhält sich vollkommen wie die vorige (Schnarf 1917).

Hyssopus officinalis. Guignard (1893) beschreibt das große mikropylare und das kleinere chalazale Haustorium; er hebt besonders hervor, daß sich in dem letzteren die Kerne bald auflösen.

Thymus ovatus Mill. Das Endosperm wird in gleicher Weise wie bei *Satureja* gebildet; insbesondere findet man auch die seitlich-abwärts erfolgende Vergrößerung des Mikropylarhaustoriums (Schnarf 1917).

Lycopus rubellus. Das Mikropylhaustorium und der Kanal am chalazalen Teil des Endosperms (der durch Degeneration des chalazalen Haustoriums entstanden ist) wurde von Billings (1909) beobachtet.

L. europaeus. Die beiden Haustorien werden von Schnarf (1917) beschrieben.

Mentha canadensis. Hierüber liegen nur ganz kurze Angaben von Billings (1909) über das Mikropylarhaustorium vor.

M. austriaca Jacqu. Nach Schnarf (1917) findet sich völlige Übereinstimmung mit der Endospermentwicklung von *Satureja.* Trichome finden sich am Integument nicht vor.

Pycnanthemum lanceolatum. Billings (1909) gibt einige Angaben über das Endosperm, das sich wie das von *Mentha* verhält.

Tetrachondra patagonica Scottsberg. Nach Skottsberg (1913) findet sich ein einziges Integument, ein im oberen Teile verbreiterter Embryosack und ein zelliges Endosperm. Diese Gattung glaubt Skottsberg den *Labiaten* oder einer den *Labiaten* nahestehenden Familie zurechnen zu müssen. Die Untersuchungen wurden an Herbarmaterial gemacht.

Coleus hybridus. Über die vielkernigen Riesenzellen der *Heterodera*-Gallen und die Kernverschmelzungen darin berichtet Němec (1910).

Familie Nolanaceae.

Pollen zweikernig. Endosperm zellular.

Nolana prostrata. Die Endospermbildung erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Nolana atriplicifolia und *N. prostrata.* Die Haploidzahl ist bei beiden Arten nach Campin (1925) 12. Die Tetradenbildung erfolgt simultan nach dem Furchungsschema. Häufig wurden Übertritte des Kerns der Pollenmutterzelle in die Nachbarzelle beobachtet. Der Übergang von Kernmaterial in die Nachbarzelle kann teilweise oder vollständig erfolgen und stellt nach Ansicht von Campin keinen Artefakt infolge der Fixierung dar.

Familie Solanaceae.

Pollen zweikernig. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus, nur bei *Schizanthus pinnatus* werden zuerst zahlreiche freie Kerne im Wandbelag des Embryosackes gebildet.

Atropa Belladonna. Über die Tapetenzellen in den Antheren berichtet Bonnet (1912). Die Endospermentwicklung erfolgt nach Hegelmaier (1886) durch sukzessive Zellteilung.

Hyoscyamus albus. Von Bonnet (1912) wurden ungefähr 36 Chromosomen in der diploiden Generation gefunden.

Über die Tapetenzellen von *Hyoscyamus* berichtet Bonnet (1912).

Scopolia carniolica. Die Endospermbildung erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Physochlaena orientalis. Das Endosperm bildet sich nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Solanum melongena L. Kojima (1925) bestimmte bei 21 verschiedenen Rassen die Chromosomenzahl; stets fand sich die Haploidzahl 12. Die einzelnen Chromosomen wiesen keinen Unterschied in Größe und Form auf.

S. lycopersicum. Mann-Lesley (1925) berichten über zwei Pflanzen, bei denen einige Wurzeln entweder stets oder zum Teil tetraploide Kerne besaßen, während die anderen Stöcke stets die Diploidzahl 24 zeigten. Das Vorkommen der tetraploiden Kerne wird nicht auf äußere Ursachen, sondern auf Mutation zurückgeführt.

Von Lesley und Mann (1925) wurden ferner zwei triploide Pflanzen, die sich durch dunkleres Grün und teilweisen Riesenwuchs auszeichneten, gefunden. Der Pollen scheint steril zu sein, aber es fand Fruchtansatz statt.

S. lycopersicum hat nach Winkler (1910) 12, *S. nigrum* 36 Chromosomen in der haploiden Generation.

Die Endospermentwicklung von *S. nigrum* erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Durch Pfropfung von *S. nigrum* auf *S. lycopersicum* und umgekehrt entstehen aus dem Verwachsungskallus Triebe, die die Eigenschaften beider Arten zeigen. Winkler hielt diese Triebe für Pfropfbastarde, d. h. er glaubte, daß hier durch Verschmelzung der vegetativen Kerne beider Arten ein Bastard hervorgerufen werde. Die Kerne dieser „Pfropfbastarde" müßten also tetraploid sein. Aus den zerstreuten Bemerkungen in Winklers Arbeiten geht aber hervor, daß seine Mischpflanzen diploide Kerne führen und ihre Gonotokonten haploid sind. Versuche von Strasburger (1909) hatten den Zweck, etwaige Kernverschmelzungen an den operierten Verwachsungsstellen von *S. nigrum* und *S. lycopersicum* festzustellen. Es gelang in keinem Falle, Übertritt von Kernen aus dem Gewebe der einen Pflanze in die des anderen in den Präparaten zu erblicken. Anziehung üben die Kerne von *S. nigrum* und *S. lycopersicum* aufeinander nicht aus, selbst nicht dort, wo sich die Zellwände beider Pflanzen innigst berühren. Strasburger hält daher die Winklerschen Mischformen für mehr oder weniger komplizierte Chimären.

Die von Winkler aus *S. nigrum* + *S. lycopersicum* erzielten Pfropfhybriden enthielten in ihren Keimzellkernen folgende Chromosomenzahlen (Winkler 1909): *S. tubingense*, *S. Darwinianum* und *S. Gaertnerianum* je 36 haploide Chromosomen, *S. proteus* und *S. Koelreuterianum* je 12 haploide Chromosomen. Winge (1925) gibt für *S. tubingense* ebenfalls die Haploidzahl 36 an.

Bei seinen Untersuchungen über die Entstehung von Chimären und Pfropfbastarden traten Winkler (1916) in einigen Fällen Adventiv-

sprosse entgegen, die durch ihre abweichenden Größenverhältnisse die Vermutung, es handle sich um Pflanzen mit erhöhter Chromosomenzahl, nahelegten. Die genaue zytologische Untersuchung bestätigte diese Vermutung. *S. lycopersicum gigas*, wie Winkler die eine der neuen Formen nennt, hat 24 haploide und 48 diploide Chromosomen, während sich bei *S. lycopersicum* die Zahlen 12 und 24 finden, *S. nigrum gigas* 72 haploide und 144 diploide im Gegensatz zu den 36 haploiden und 72 diploiden des *S. nigrum*.

S. tuberosum. Über die Kernteilungen in den Wurzelspitzen liegen Arbeiten von Němec (1899) und Mano (1904) vor. Wóycicki (1910) berichtet über die Zytologie der hyperhydrischen Auswüchse des subepidermalen Gewebes bei verminderter Verdunstung. Es traten vor allem Zell- und Kernverschmelzungen auf. Über die Kernteilungen im Wundperiderm sind Arbeiten von Kny (1896), Němec (1899) und Schürhoff (1905) vorhanden. Die Entwicklung des Pollens und Embryosackes ist nach Young (1923) normal. Viele Degenerationserscheinungen. Beim Pollen erbliche Sterilität. Das Material zeigte keine zweikernigen Pollen mehr, sondern nur Entwicklung bis zum Einkernstadium.

Eine allgemein bekannte Eigentümlichkeit der Kartoffel ist es, daß die kultivierten Formenkreise derselben sehr verschiedene Blüh- und Fruchtungswilligkeit zeigen. Wildes *S. tuberosum* hat reichen Beerenansatz. Manche Formenkreise der kultivierten Kartoffel bilden überhaupt keine Blütenstände aus. Viele Sorten, die Blütenstände bilden, stoßen die Knospen vor der Entwicklung ab. Nur ein kleiner Teil der blühenden Pflanzen läßt eine bescheidene Anzahl von Stöcken bis zur Beerenbildung schreiten.

Unter Tausenden von Samenanlagen von *S. tuberosum* beobachtete Young (1922) drei, in welchen zwei Embryosäcke entwickelt waren. Die Kerne derselben zeigten Degenerationserscheinungen. Es dürfte sich hier um ein zweizelliges Archespor handeln.

Němec (1899) gibt als Haploidzahl 18, Martins (1904) 17 und Young (1922) 14—16 an.

Datura stramonium. Über tetraploide Rassen berichten Blakeslee, Belling, Farnham (1923). Mindestens sechsmal trat in den Kulturen Tetraploidie auf. Die „homologen" Sätze von Chromosomen liegen in Paaren von vier zusammen.

Für *D. stramonium* und *D. Tatula* gibt Boenicke (1911) 12 haploide Chromosomen an. Über die Tapetenzellen in den Antheren von *Datura* berichtet Bonnet (1912).

Die Befruchtung von *D. laevis* wird von Guignard (1902) beschrieben. Das Endosperm bildet sich durch sukzessive Zellteilung.

Die Befruchtung findet trotz des 6 cm langen Griffels schon einen Tag nach der Bestäubung statt. Die Antipoden sind im reifen Embryosack kaum noch aufzufinden. Die Polkerne sind vor der Befruchtung verschmolzen. Die Spermakerne sind kurz und schwach gekrümmt.

Blakeslee, Belling, John und Farnham (1923) untersuchten die Nachkommenschaft tetraploider *Datura*-Rassen. Kreuzungen mit diploiden Rassen hatten nur Erfolg, wenn letztere als ♂ verwandt wurden; die reziproken blieben steril.

Insbesondere wurde die Vererbung der Blütenfarbe (purpurn oder weiß) und der Kapseln (stachelig oder glatt) untersucht.

Bei der Reduktionsteilung werden auf die Pole in etwa 70 % je 24 Chromosomen verteilt, in etwa 30 % 23 auf den einen und 25 auf den anderen, in seltenen Fällen 22 einerseits und 26 anderseits. Kreuzungen zwischen tetraploiden und diploiden Formen sind anscheinend unmöglich, wenn das Ei zur diploiden Form gehört, gehört es zur tetraploiden Form, so wurde im Durchschnitt ein lebensfähiger Samen von etwa vier Bestäubungen erzielt. Die Nachkommen dieser Kreuzung waren diploide, triploide und (2 n + 1) Mutanten.

Die Kreuzungen purpurne × weiße Blütenfarbe zeigen die theoretischen Zahlen und rechtfertigen die Annahme einer zufälligen Sortierung der Chromosomen, welche die Gene für die Purpurfärbung tragen.

Die Vererbung der Paarung bewaffnet × unbewaffnet steht in Übereinstimmung mit der Vererbung von Purpur und Weiß, ausgenommen die Produktion von etwa 2 % ausnahmsweise rezessiver Nachkommen von Aa_3-Eltern bei Rückkreuzung mit a_4-Individuen (Blakeslee, Belling und Farnham 1923).

Es gelang Blakeslee, Belling, Farnham und Bergner (1922), auch Haploidpflanzen zu erzeugen mit der Chromosomenzahl 12. In der Prophase der „Reduktionsteilung" sieht man 12 ungepaarte Chromosomen. Seitenwurzeln zeigten ebenfalls 12 Chromosomen. Bei der Reduktionsteilung wandern drei, vier usw. Chromosomen an den einen Pol, die übrigen an den andern. Die Pollenmutterzellen sind nur halb so groß wie die von diploiden Pflanzen. Manchmal findet keine Reduktionsteilung statt, und es entstehen dann zwei große Pollenkörner von derselben Größe wie von diploiden Pflanzen.

Die normale Chromosomenzahl ist nach Blakeslee (1921) 2 x = 24. Von den Mutanten, die dieser Autor fand, hatten 12 die Zahl 2 x = 25; eine war tetraploid. Es ist anzunehmen, daß das eine Extrachromosom in jeder der verschiedenen Mutanten in einem anderen Chromosomenpaar — wohl durch Unterbleiben der Paarung — aufgetreten ist. Die 12 Mutanten entsprechen also der Anzahl der überhaupt möglichen Kombinationen von 12 Chromosomenpaaren mit dem Extrachromosom. Diese Verhältnisse liefern eine Handhabe zur Analyse der Erbfaktoren eines jeden Chromosomenpaares. Insbesondere scheint jedes Chromosom Einfluß auf die Farbe zu haben, da die einzelnen Mutanten in ihren Farbwerten weit voneinander abweichen. Die tetraploide Mutante imponierte zuerst vollkommen als „neue Spezies". Sie ist fruchtbar bei Kreuz- und Selbstbefruchtung, aber steril mit den Eltern; sie wäre also in der Natur erhaltungsfähig. Blakeslee hält somit die Tetraploidie für einen wesentlichen Faktor der Evolution.

Die Chromosomen von *Datura*, *Hyacinthus* und *Uvularia* vereinigen sich nach Belling (1925) bei der Reduktionsteilung gleichzeitig durch Para- und Telosynapsis; es müssen also doppelt soviel Anziehungskräfte vorhanden sein, wie die Haploidzahl beträgt.

Solandra grandiflora Sw. Bei der Mikrosporenbildung findet unregelmäßige Verteilung der Chromosomen in der heterotypischen Teilung statt. Die isolierten Chromosomen gehen entweder zugrunde oder führen zur Bildung ungleich großer Pollenkörner; es werden auch zwei zweikernige Pollenkörner statt einer Tetrade gebildet (Campin 1924). Sollte die Art vielleicht apogam sein?

Nicotiana tabacum. Die „doppelte Befruchtung" wird von Guignard (1902) beschrieben. Die Befruchtung findet etwa zwei Tage nach der Be-

stäubung statt. Die Polkerne sind bei der Befruchtung nicht verschmolzen. Die drei Antipoden bleiben noch während der Endospermbildung ziemlich lange erhalten. Die Entwicklung des Endosperms erfolgt durch sukzessive Zellteilung. Die Tetradenteilung der Pollenmutterzelle findet nach dem simultanen Furchungstypus statt (Farr 1916). White (1913) zählte 24 haploide Chromosomen.

Von Goodspeed (1923) wurden für *Nicotiana* die Haploidzahlen 9, 12, 18, 24 gefunden, daneben auch bei einer Spezies, die etwas „außerhalb" liegende Zahl 10, und *N. alata* endlich zeigte vorläufig schwankende Zahlen, nämlich 8, 9 und 10. Wahrscheinlich ist auch hier 9 die „Normzahl".

Besonders interessant mußte eine nähere Untersuchung von Bastarden sein, deren Eltern sich in ihren Chromosomenzahlen unterschieden. Goodspeed hat deren drei hergestellt, nämlich *N. silvestris* × *tabacum* (in verschiedenen Rassen), *N. tabacum* × *paniculata* und *N. tabacum* × *glutinosa*. *N. tabacum* besitzt nun 24 Chromosomen haploid, die anderen drei zu den Kreuzungen benutzten Arten dagegen nur 12.

N. silvestris (Haploidzahl 12) × *N. tabacum* (Haploidzahl 24).

Bei der heterotypen Teilung des Bastardes finden sich nach Goodspeed (1923) 12 Chromosomenpaare und 12 ungepaarte Chromosomen. Bei der Verteilung auf die Spindelpole machen sich die üblichen Unregelmäßigkeiten geltend, indem die univalenten Chromosomen eine Längsteilung erfahren, aber unregelmäßig auf die Tochterkerne verteilt werden.

Besonders auffallend war, daß im Gegensatz zu den meisten *Hybriden* vom gleichen Typus, aber in Übereinstimmung mit Ljungdahls *Papaver*-Bastarden die zweite Reifungsteilung besondere Unregelmäßigkeiten zeigen konnte. So waren unter Umständen die beiden homöotypen Spindeln zu einer Riesenspindel mit übrigens ganz regulärer Chromosomenanordnung zusammengetreten. Auch wo die jungen Pollenkörner zunächst noch normal aussahen, degenerierten sie später doch immer. In den Embryosackmutterzellen schien die Chromosomenanordnung etwas regelmäßiger als in den entsprechenden Stadien der Pollenmutterzellen zu sein. Ja, einige geben offenbar normalen befruchtungsfähigen Eizellen Ursprung. Vielleicht sind hier die reinen *tabacum*- bzw. die reinen *silvestris*-Chromosomengarnituren zusammengekommen.

Unter vielen sterilen Bastarden von *N. glutinosa* × *tabacum* fanden Clausen und Goodspeed (1925) auch einen konstant intermediär fertilen mit der Haploidzahl 36 (statt 18). Es liegt hier wieder ein Fall vor, daß durch Verdoppelung der Chromosomenzahl eines sterilen Bastards ein fertiler Bastard gebildet wird, wie z. B. auch bei *Rosa pimpinellifolia* (x = 14) × *R. tomentosa* (x = 7), auch hier besitzt der fertile Bastard statt diploid 21, diploid 42 Chromosomen (Blackburn und Harrison 1924) und ferner bei *Aegilops ovata* × *Triticum* (Tschermak und Bleier 1926).

Christow (1925) gibt für *N. tabacum* die Diploidzahl 48 an; bei der heterotypischen Teilung wurden sehr oft Ringe beobachtet, die später in der Diakinese aber wieder zerfielen, so daß die Haploidzahl 24 festzustellen war. Bei *N. rustica* war die Haploidzahl gleichfalls 24, doch waren die Chromosomen kleiner als bei *N. tabacum* und nicht zusammengekoppelt. Bei *N. alata* war die Haploidzahl 8. Die Varietäten *havanensis* und *macrophylla* hatten die Haploidzahl 24. Hieraus dürfte sich ergeben, daß die

Arten mit der Haploidzahl 24 hexaploide Arten sind, worauf auch die Ringbildung bei *N. tabacum* aus je drei Chromosomen hinweist.

N. tabacum var. *atropurpurea* × *N. silvestris*. Bei diesem Bastard zeigt sich nach Sachsowa (1917) zuerst normale Entwicklung des Pollens. Nach der Synapsis trennen sich die Gemini völlig voneinander, dann vereinigen sie sich wieder. Die Diploidzahl ist 18 bis 32, meistens 24 oder 26.

Die Pollenentwicklung bei dem sterilen Bastard *N. atropurpurea* Hort. × *N. silvestris* Speg. et Comes wurde von Wóycicki (1921) untersucht.

Auch Wóycicki (1921) hatte ebensowenig wie Sachsowa erkannt, daß die Eltern verschiedene Chromosomenzahlen besitzen.

Von Goodspeed (1915) wurde für eine Rasse von *N. tabacum* Apogamie angegeben.

N. tabacum var. *Cuba* zeigt nach Howard und Kashi (1925) Parthenokarpie; diese scheint bei den Bastardpflanzen mit weißer Korolle verbunden zu sein. Bei *N. tabacum* var. *Mirodato* wurde weder Parthenokarpie noch Parthenogenesis beobachtet.

Von Nikolaeva (1925) werden für *N. tabacum* 54—56 und für *N. rustica* 46—48 als Diploidzahl angegeben.

Die Narben der kastrierten Blüten von *N. tabacum* wurden mit Pollen von *Verbascum phlomoides* belegt. Es bildeten sich reichlich Pollenschläuche, die aber die Samenknospen nicht erreichten. Trotzdem entwickelten sich einige der Samenanlagen; in ihren Zellen fanden sich die für *Nicotiana* typischen Chromosomen, aber in geringerer Zahl (?).

Petunia hybrida. Molliard (1893) fand in Samenanlagen verbildeter Blüten Pollenkörner an Stelle des Embryosackes ausgebildet.

Über die Entwicklung des Embryosackes von *Saracha Jaltomata* berichtet Jönsson (1881). Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, deren unterste sich zum normalen achtkernigen Embryosack entwickelt.

Schizanthus pinnatus. Nach Samuelsson (1913) erfolgt die Endospermbildung nach dem nuklearen Typus.

Diese Angabe wird von Dahlgren (1922) bestätigt.

Salpiglossis variabilis. Hier fand Dahlgren (1923) hingegen zellulare Endospermbildung.

Familie Scrophulariaceae.

Über die *Scrophulariaceen* liegen als wichtigste zytologische Veröffentlichungen eine Arbeit von Balicka-Iwanowska (1899) und eine sehr ausführliche Darstellung von Schmid (1906) vor, welcher wir im allgemeinen folgen werden:

Die Archesporzelle ist oft nicht in Einzahl vorhanden, sondern es findet sich häufig noch ein wenigzelliges Archesporgewebe. Von diesen Zellen hat jedoch in weitaus den meisten Fällen nur noch eine die Fähigkeit, sich zum Embryosack heranzubilden, indem sie durch zweimalige Querteilung in eine axile Reihe von vier Tetradenzellen zerfällt. Bei *Pedicularis verticillata* wurden in mehreren Fällen zwei Tetradenreihen nachgewiesen, und bei dieser Art wurde auch in der unteren der zwei zuerst gebildeten Tochterzellen keine Querwand mehr gebildet.

Die innerste der vier Tetradenzellen entwickelt sich zum Embryosack. Die Ausbildung des achtkernigen Embryosackes sowie die Zellbildung zum

Eiapparat erfolgt auf durchaus normale Weise. Mannigfaltige Verhältnisse bieten sich hingegen in bezug auf die Antipoden dar. Zunächst scheinen bei einer ganzen Anzahl von Arten Antipoden überhaupt nicht angelegt zu werden, jedenfalls konnte ihr Vorhandensein nicht festgestellt werden. Hierher gehören *Linaria vulgaris*, *Antirrhinum majus*, *Melampyrum silvaticum*, *Mel. pratense*, *Tozzia alpina*. Bei den übrigen kommen sie wohl regelmäßig vor, sind aber nur von kurzer Existenz und gehen spätestens bald nach der Befruchtung zugrunde. Ihre Form und Lagerung ist sehr verschieden. Während sie bei *Verbascum*, *Linaria alpina*, *Scrophularia nodosa*, *Digitalis* und *Pedicularis* (ausgenommen *P. caespitosa*) fast immer in gewöhnlicher Weise nebeneinander gelagert sind, finden sie sich bei *Euphrasia odontitis* und *Pedicularis caespitosa* teilweise hinter-, teilweise nebeneinander, bei *Veronica*, *Euphrasia Rostkoviana*, *Alectorolophus* und *Lathraea* stets hintereinander gelagert vor. Bei letzteren Gattungen ist der hintere Teil des Embryosackes ziemlich schmal, so daß die Lage der Antipoden jedenfalls dadurch bedingt ist. *Alectorolophus* weist zudem die Merkwürdigkeit auf, daß nur zwei Gegenfüßlerzellen vorkommen, von denen die vorderste in der Regel zwei Kerne enthält. Die Kerne zeigen hier und da mehr oder weniger Hypertrophie, namentlich bei den *Rhinantheae*, wo die chromatische Substanz sich regelmäßig stark färbt, Nukleolen dagegen nicht wahrgenommen werden können.

Die Polkerne zeigen sehr verschiedenes Verhalten. Bald kommt es zu einer Verschmelzung derselben (*Verbascum*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Scrophularia*, *Digitalis*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum pratense*, *Lathraea*), bald bleiben sie vollständig getrennt oder legen sich höchstens aneinander (*Veronica*, *Melampyrum silvaticum*). Bei *Pedicularis foliosa* und *Tozzia alpina* kommt sowohl Vereinigung der Polkerne als auch Nichtvereinigung vor. Die Spermakerne sind sehr klein und in einem undurchsichtigen braunen Plasma eingebettet, ihre Gestalt ist mehr oder weniger gekrümmt, bei *Melampyrum* sogar leicht gewunden.

Die *Scrophulariaceen* bilden ihr Endosperm durch sukzedane Zellteilung. Bei den Gattungen *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* besitzen die ersten Endospermzellen ein völlig gleichartiges Aussehen und füllen in vier Längsreihen den ganzen Embryosack aus. Früh werden aber die obersten und untersten vier Zellen des jungen Nährgewebes von den weiteren Teilungen ausgeschaltet, so daß also nur noch der zwischen ihnen liegende, allerdings größere Teil des Embryosackes sich zum Nährgewebe entwickelt. *Linaria* und *Antirrhinum* gehen bereits einen Schritt weiter, indem hier durch die erste Querwandbildung von vornherein ein etwa die Hälfte des Embryosackes einnehmender unterer Teil abgeschnürt wird und nur der obere das Endosperm erzeugt. Noch deutlicher tritt die Reduktion zutage bei den Gattungen *Alectorolophus* und *Lathraea* (teilweise), wo nicht nur der untere Teil des Embryosackes zellenleer bleibt, sondern auch in der Mikropylgegend von Anfang an nur noch zwei Zellen ausgebildet werden, die sich nicht mehr teilen. Die weitgehendste Reduktion treffen wir bei *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia*. Hier wird durch zwei erste Querteilungen eine kleine Zelle aus dem mittleren Teil des Embryosackes ausgeschnitten, aus der allein das Nährgewebe hervorgeht.

Die Lage der Haustorien ist streng gesetzmäßig am oberen und unteren Pol des Embryosackes. Bei *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* finden

wir an diesen Stellen stets vier Zellen, die aus den ersten Teilungen des primären Endospermkerns hervorgehen und sich von den übrigen Endospermzellen durch ihre Form und Größe sowie durch den starken plasmatischen Inhalt unterscheiden. *Linaria* und *Antirrhinum* entwickeln an Stelle der vier Chalazahaustorialzellen nur noch eine einzige mit meist zwei Kernen, die schon bei der ersten Teilung abgetrennt wird; in der Mikropylregion besteht das Haustorium hingegen hier noch aus vier Zellen, die sich jedoch hinsichtlich ihrer Form kaum von den andern Nährgewebszellen unterscheiden, wohl aber stets mehr und stärker färbbares Plasma enthalten, ein Zeichen, daß sie wirklich als Haustorien funktionieren. Die stärkste Entwicklung der Haustorien weisen jedoch die Gattungen *Alectorolophus*, *Lathraea*, *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia* auf. Aber auch hier lassen sich wieder verschiedene Stufen der Ausbildung unterscheiden. Während bei *Alectorolophus* und teilweise auch bei *Lathraea* an Stelle der vier Mikropylhaustorialzellen zwei getreten sind, deren jede zwei Kerne enthält, findet sich bei allen übrigen immer nur eine einzige mit vier Kernen. Man darf wohl angesichts dieser verschiedenen Grade der Haustorienentwicklung behaupten, daß in diesen Teilen des Embryosackes eine Rückbildung der Zellteilung erfolgt ist, daß also die zwei- und einzelligen Haustorien phylogenetisch von den vierzelligen abzuleiten sind. Diese Hypothese gewinnt durch einige weitere Tatsachen der ontogenetischen Entwicklung an Wahrscheinlichkeit. Bei *Alectorolophus* wird die oberste Zelle regelmäßig noch durch eine Längswand geteilt; der Kern einer jeden der so entstehenden zwei Zellen geht hierauf noch eine Teilung ein, die Ausbildung der zweiten Längswand, wie sie für *Verbascum* und andere charakteristisch ist, unterbleibt jedoch. Bei der weiteren Entwicklung dieses zweizelligen Haustoriums tritt nun die eigentümliche Erscheinung auf, daß die Längswand in ihrem oberen Teile durchbrochen wird und beide Teile in Verbindung treten. Noch bezeichnender ist das Verhalten von *Lathraea*, wo bald eine Längswand angelegt wird und dann zwei Haustoriumzellen mit je zwei Kernen entstehen, die später ebenfalls kommunizieren, bald aber auch diese Längsteilung unterbleibt, also eine vierkernige Haustoriumzelle ausgebildet wird. Rascher scheint die Reduktion des vierzelligen Haustoriums der Chalazagegend erfolgt zu sein; wir sehen schon bei *Linaria* und *Antirrhinum* an dieser Stelle nur noch eine einzige Zelle, deren Kernzahl nie zwei überschreitet.

Bei den Kernen der Haustorien erfolgt im allgemeinen immer zuerst eine starke Zunahme der chromatischen Substanz, die in meist groben, scharf umschriebenen Körnern auftritt, verbunden mit einem intensiven Wachstum des Nukleolus und des ganzen Kerns. Später nimmt der Kern oft flockige Struktur an; die Umrisse der Chromatinstücke werden undeutlich, oft auch die des Kerns; er erhält eine unregelmäßige, amöboide Gestalt, ebenso das Kernkörperchen, welch letzteres sich einschnüren und in mehrere kleine Nukleolen teilen kann. Selbst der ganze Kern bekommt gelegentlich ein zerklüftetes Aussehen und zerfällt in Stücke (*Veronica*).

Hervorzuheben ist endlich, daß sehr häufig bei den *Scrophulariaceen* das Plasma der Haustorien in Zellulosebalken umgewandelt wird.

Verbascum montanum (Schmid 1906). Die haploide Chromosomenzahl beträgt 16. Die Chromosomen sind äußerst kurz und relativ dick.

Durch die Teilung des Endospermkerns entstehen zwei Querwände und darauf in jeder dieser so gebildeten drei Etagen durch zwei Längs-

teilungen vier Zellen. Nur der mittlere Teil des Endosperms teilt sich weiter. Die vier oberen und die vier unteren Zellen bilden Haustorien.

V. blattaria, *V. pulverulentum*, *V. phlomoides* und *V. phoeniceum* haben nach Perino (1915) 16 haploide Chromosomen, wie Tischler (1915) anführt. Nach Nikolaeva (1925) ist die Haploidzahl von *V. phlomoides* 16.

V. nigrum (Schmid 1906) stimmt im allgemeinen mit *V. montanum* überein. Die Antipoden sind klein und nur schwer von den angrenzenden Nuzelluszellen zu unterscheiden; sie erreichen weder hier noch bei *V. montanum* solche Größe, wie sie Buscalioni (1893) für *V. phlomoides* abbildet.

Linaria vulgaris (Schmid 1906). Die erste Teilung des Endospermkerns zerlegt den Embryosack in zwei Hälften, von denen sich nur die obere zum Endosperm entwickelt, während in der unteren zwar noch eine Kern-, aber keine Zellteilung mehr erfolgt. Diese Zelle entwickelt sich zu einem Chalazahaustorium, während die obersten Endospermzellen ein Mikropylhaustorium bilden.

L. alpina (Schmid 1906) verhält sich wie *Linaria vulgaris*. Antipoden sind in Dreizahl vorhanden und können, wenn die Polkerne sich vereinigen, noch deutlich wahrgenommen werden, bei der Ankunft des Pollenschlauches sind sie meistens verschwunden.

L. cymbalaria (Balicka-Iwanowska 1899). Die Antipoden bleiben bis zur vollständigen Bildung des Haustoriums sichtbar. Am Chalazaende wird nach Verdrängung des primären zweikernigen Haustoriums vom Endospermgewebe ein sekundäres Haustorium gebildet.

L. vulgaris. Die Entwicklung des Embryosacks und des Embryos zeigt keine Besonderheiten (Cook 1924). In der Mehrzahl der Fälle wird normales Endosperm gebildet, ohne daß ein Embryo entsteht (?). In den meisten Fällen konnte ein Eindringen des Pollenschlauches nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Antirrhinum majus (Schmid 1906). Nach der Teilung des Endospermkerns folgt der ersten Querwand eine zweite im oberen Teil des Embryosackes, während der untere ungeteilt bleibt, doch meist noch eine Kernteilung folgen läßt. Es liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Linaria*.

Nach Breslawetz (1916) besitzt *A. majus*, *A. latifolium* und *A. tortuosum* diploid 18 Chromosomen. Tischler fand jedoch bei *A. majus*, *A. hispanicum* und einer andern Art als Haploidzahl 8. Für *A. majus* mut. *graminifolia* gibt Winge (1925) ebenfalls die Haploidzahl 8 an.

Einen Beitrag zur Chromosomenkarte liefert Saulescu (1925). Im besonderen wird die Lokalisierung des Faktors G (Picturatum) versucht.

Weitere Untersuchungen über Faktorenkoppelung bringt Herzberg-Fränkel (1925). Es wurden die Koppelungsverhältnisse des Faktorenpaares Aa für fuchsin-eosinrote Blütenfarbe mit neun anderen Einzelfaktoren und der von Baur festgestellten Koppelungsgruppe G-Pal-Serie (I. Chromosom) studiert.

Scrophularia nodosa. Nach Schmid (1906) entwickeln sich die obersten und untersten vier Zellen des Endosperms zu Haustorien.

S. vernalis. Nach Balicka-Iwanowska (1899) ist das Mikropylhaustorium baumartig verzweigt.

S. marylandica L. Vier Makrosporen, mikropylares und chalazales Haustorium, Endosperm zellular (Schertz 1919).

Mimulus cardinalis. Nach Berg (1898) werden keine Haustorien ausgebildet.

Torenia Deli, *T. Fourneri.* Es wird nach Balicka-Iwanowska (1899) ein Mikropyl- und ein Chalazahaustorium gebildet. In der Mikropylregion werden keine Zellwände ausgebildet, sondern die Kerne liegen frei.

T. asiatica. Nach Habermann (1906) ist bis zur Befruchtung in den Synergiden ein deutlicher netzartiger Fadenapparat vorhanden. Erst nach der Befruchtung verquellen die Fäden und bilden eine homogene Masse, die im Anfang allerdings noch seitlich und am unteren Teile sich faserig zeigt.

T. asiatica zeichnet sich dadurch aus, daß ihr Embryosack aus der Mikropyle der Samenanlage hervorwächst. Dieser hervorgetretene Teil ist bauchig angeschwollen, vorn zugespitzt. Nach Lötscher (1905) und Balicka-Iwanowska (1899) degenerieren von den drei Antipoden zwei sehr bald, so daß sich im reifen Embryosack nur noch eine Antipode findet. Diese Angabe beruht jedoch nach Schmid (1906) auf einer Verwechslung, da Lötscher das junge Chalazahaustorium für eine Antipode gehalten hat.

Hebenstreitia dentata. Die Embryosackmutterzelle bildet nach Jönsson (1881) vier Tochterzellen, von denen die innerste zum Embryosack wird. Die Antipoden degenerieren bereits vor der Verschmelzung der Polkerne. Die Haustorien wurden bereits von Hofmeister (1858 und 1859) gesehen.

Pentastemon secundiflorus Benth. Mikropylares und chalazales Haustorium. Die Angabe von Evans (1919), daß ein nukleares Endosperm gebildet werde, dürfte unrichtig sein, da nach Dahlgren (1922) bei *Pentastemon barbatus* auf die Teilung des primären Endospermkerns unmittelbar eine Zellteilung folgt.

Von Winge (1925) werden folgende Haploidzahlen angegeben: *P. diffusus*, *P. Gordoni* (= *glaber*), *P. Hartwegii hybridus grandiflorus*, *P. isophyllus*, *P. pubescens* (= *hirsutus*), *P. campanulatus* (= *pulchellus atropurpureus*) und *P. ovatus* Haploidzahl 8. Hingegen besitzt *P. laevigatus* var. *Digitalis* (= *Digitalis*) die Haploidzahl 48.

Veronica. Nach den Untersuchungen von Gscheidle (1924) treten innerhalb der Gattung *Veronica* verschiedene Typen der Chalazal- und Mikropylhaustorien auf, die im allgemeinen mit den auch sonst zur Sektionseinteilung benutzten Merkmalen parallel gehen.

1. Ungeteilt, sackartig, inhaltsarm: Sect. *Hebe* (*V. Andersonii*, *V. diosmifolia*).

2. Ungeteilt, sackartig, inhaltsarm, mit starkem Lateralhaustorium: Sect. *Chamaedrys* (*V. teucrium*, *V. prostrata*, *V. austriaca*; *V. chamaedrys*, *V. peduncularis*; abweichend dagegen *V. officinalis*: Haustorium kurz, spitz, plasmareich, ohne laterale Ausbuchtung.

3. Ungeteilt, unförmig, inhaltsarm: *Agrestis*-Gruppe (*V. polita*, *V. filiformis*).

4. Ungeteilt, pfriemenförmig, plasmareich: Sect. *Beccabunga* (*V. beccabunga*).

4a. Ähnlich wie bei 4, nur in Form und Größe etwas unterschieden: Sect. *Veronicastrum* (*V. gentianoides*, *V. serpyllifolia*, *V. ponae*), letztere abweichend mit bald zweigeteiltem, bald ungeteiltem Haustorium.

5. Viergeteilt, keilförmig, plasmareich: Sect. *Leptandra* (*V. virginica*) und Sect. *Pseudolysimachia* (*V. longifolia*, *V. spicata*).

Nicht so verschieden wie bezüglich des Chalazahaustoriums erscheinen die einzelnen Vertreter der Gattung in der Bildung der Mikropylarhaustorien, wenngleich auch hier mehrere Typen verwirklicht sind. Ganz allgemein scheint das Mikropylarhaustorium von Anfang an zweigeteilt zu sein, wenn nicht die Gruppe *Megasperma* hiervon eine Ausnahme macht.

Veronica chamaedrys (Schmid 1906). Der obere Teil des Embryosackes ist breit, der untere schmal, in diesem liegen die drei relativ großen Antipoden übereinander. Zu einer Verschmelzung der Polkerne kommt es nie. Von den drei ersten Zellen des Endosperms entwickelt sich die obere und untere zu je einem Haustorium. Das Mikropylhaustorium enthält in der Regel vier, das Chalazahaustorium zwei Kerne. Die Kerne wachsen zu Riesenkernen aus. Die Kerne des Mikropylhaustoriums bekommen allmählich ein stark zerklüftetes, gelapptes Aussehen und zerfallen schließlich in mehrere Teilstücke. Später wächst das Endosperm in das Chalazahaustorium hinein, und seine untersten Zellen bilden sich gleichfalls zu Haustorienzellen aus.

In den durch den Myxomyzeten *Sorosphaera Veronicae* auf Blättern und an Stengeln gebildeten Tumoren bilden sich durch Mitose vielkernige Zellen (Blomfield und Schwartz 1910).

V. hederifolia (Schmid 1906). Zum Unterschied von *V. chamaedrys* beginnt das Mikropylhaustorium auf einem gewissen Stadium über die Mikropyle vorzustoßen und sich dem Funikulus unter teilweiser Verbreiterung anzulegen. Es umschließt ihn nach und nach zum großen Teil und legt sich in eine Anzahl Falten.

V. persica. Dop (1913) unterscheidet zwei Perioden der Entwicklung des Mikropylhaustoriums; in der ersten scheint das Chromatin die Hauptrolle zu spielen, in der zweiten zeigt das Chromatin Degenerationserscheinungen, und der Nukleolus soll eine erhöhte Tätigkeit entfalten. Derselbe Autor (1914) berichtet ferner über die Umwandlung der Zytoplasmastränge in Zellulose im Haustorium von *V. persica* Poir.

V. gentianoides. Die Entwicklung des Embryosackes wird von Jönsson (1881) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren unterste zum Embryosack wird. Im reifen Embryosack sind die Polkerne verschmolzen und die Antipoden degeneriert.

Digitalis purpurea (Schmid 1906, Balicka-Iwanowska 1899). Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung. Die vier obersten Zellen des Endosperms bilden das Mikropylhaustorium. Seine Kerne nehmen bedeutend zu. Die Nukleolen behalten ihre kugelige Form, während der Kern meist amöbenartige Fortsätze treibt. Die Chalazahaustorialzellen erreichen nur geringe Entwicklung.

D. ambigua (Schmid 1906) zeigt dieselbe Entwicklung wie *D. purpurea.*

Von Haase-Bessel (1921) wurde eine große Anzahl Speziskreuzungen mit *Digitalis* ausgeführt.

Die reinen Spezies besitzen alle 24 Chromosomen (haploid) außer *Dig. lutea*, die 48 Chromosomen aufweist. Die Reduktionsteilungen verlaufen normal. Die Speziesbastarde zeigen ein verschiedenartiges Verhalten. Während die Synapsis noch regulär verläuft, sind die späteren Stadien, insbesondere die Diakinese voller Unregelmäßigkeiten. Bemerkenswert war

ferner, daß ein Bastard der Kreuzung *lanata* × *lutea* eine intermediäre *Gigas*-Form zeigte, die zweierlei Chromosomen führt: 48 „gemästete" Chromosomen, die als *lutea*-Chromosomen, und 24 sehr kleine, die als *lanata*-Chromosomen angesehen werden, auf deren Kosten die *lutea*-Chromosomen die Chromatinsubstanz an sich gerissen hätten. Vielleicht liegt hier eine Möglichkeit für das Zustandekommen von *Gigas*-Formen vor.

Euphrasia Rostkoviana (Schmid 1906). Bei der Endospermentwicklung wird von den ersten drei Zellen nur die mittlere zum Endosperm. Die oberste bildet das Mikropylhaustorium, das bald eine große seitliche Aussackung treibt, während die unterste das Chalazahaustorium bildet. Das erstere besitzt vier Riesenkerne, das letztere zwei.

Weitere Untersuchungen liegen vor von Wurdinger (1910). Es wird nur ein Integument, wie bei der Mehrzahl der *Sympetalen*, gebildet. Die Antipoden sind meistens in einer Reihe hintereinander gelagert. Bei der ersten Endospermteilung beobachtete Wurdinger sehr häufig ein Ausstoßen von Nukleolarsubstanz.

Der Kern der oberen Zelle des zweikernigen Endosperms zeigt häufig abnorme Erscheinungen, z. B. Amitose, während normalerweise die Kernteilung auf mitotischem Wege vor sich geht. Wenn das Endosperm dreizellig ist, so liegen in der untersten Zelle zwei Kerne, die auf amitotischem Wege entstanden sind. Die beiden oberen Zellen besitzen je einen Kern. Nun teilt sich der Kern der obersten Zelle durch zweimalige Amitose in vier Kerne, gelegentlich sogar mehr (??).

Euphr. odontitis. Die Entwicklung entspricht nach Schmid (1906) der von *Euphr. Rostkoviana*, nur treibt das Mikropylhaustorium keine seitliche Aussackung, sondern bringt es nur zur Andeutung einer solchen.

Striga lutea. Die Embryosackentwicklung verläuft nach Michell (1915) normal. Vom Chalazaende des Endosperms wird ein langes zweikerniges Haustorium gebildet, welches das Integument durchdringt. Das Mikropylhaustorium ist unscheinbar und besteht aus wenigen gewöhnlichen Endospermzellen. Die Basalzelle des Suspensors bildet knollige Haustorien.

Alecterolophus hirsutus. Es kommen nach Schmid (1906) nur zwei Antipodenzellen, die hintereinander gelagert sind, vor; die vordere enthält zwei Kerne. Die Mikropylhaustorialzelle erfährt noch eine Längsteilung; die der Raphe zugekehrte Seite treibt eine seitliche Ausbuchtung gegen den Funikulus zu und verzweigt sich am Hilus baumartig. Später wird die Trennungsmembran der beiden Haustorialzellen in ihrem oberen Teile durchbrochen, und der eine Kern der äußeren Zelle wandert in die Aussackung hinüber. Das Chalazahaustorium enthält nur zwei Kerne.

A. minor zeigt nach Schmid (1906) den gleichen Entwicklungsgang wie *A. hirsutus*.

Rhinanthus minor. Das Mikropylhaustorium bildet nach Balicka-Iwanowska (1899) eine sich verzweigende seitliche Aussackung.

Pedicularis palustris. Nach den Untersuchungen von Balicka-Iwanowska (1899) und Schmid (1906) besitzt das Mikropylhaustorium vier Kerne und treibt eine große seitliche Aussackung. Das Chalazahaustorium zeigt zwei Kerne; die Kerne nehmen riesenhafte Dimensionen an.

Die erste genaue Untersuchung über die Haustorien von *Pedicularis* stammt von Tischler (1899), der amitotische Teilungen des Haustorium-

kerns beschreibt und über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose berichtet.

P. verticillata, *P. caespitosa*, *P. recutita*, *P. tuberosa*, *P. foliosa* schließen sich nach Schmid (1906) in ihrem Verhalten dem Entwicklungsgang von *P. palustris* eng an.

P. sceptrum carolinum L. Alle vier Makrosporen scheinen nach Lundqvist (1915) in gleicher Weise die Fähigkeit zu haben, zu Embryosäcken heranzuwachsen. Die weitere Entwicklung des Embryosackes zeigt gegenüber den anderen *Pedicularis*-Arten nichts wesentlich Neues. Gelegentlich entwickelt sich die oberste Makrospore zum Embryosack.

P. Oederi und *P. lapponica*. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes beschreibt Jönsson (1881). In einem Falle hatten zwei Embryosackmutterzellen je vier Makrosporen gebildet.

Melampyrum silvaticum. Bei der ersten Teilung des Endospermkerns sollen nach Schmid (1906) in der tonnenförmigen Spindel eine ganze Anzahl Chromosomen zurückbleiben. Das Mikropylhaustorium entwickelt zwei Äste, von denen jedoch nur der der Raphe zugewandte weiter vordringt. Das Mikropylhaustorium hat mehrere Kerne (4—6), das Chalazahaustorium nur zwei.

M. pratense (Schmid 1906). Die Entwicklung verläuft analog der von *M. silvaticum*.

M. nemorosum (Balicka-Iwanowska 1899). Für das Mikropylhaustorium wird eine starke Verästelung angegeben.

Tozzia alpina (Schmid 1906). Mikropylhaustorium mit lateraler Aussackung. Mikropylhaustorium mit vier, Chalazahaustorium mit zwei Kernen.

Lathraea squamaria. Nach Jönsson (1881) bildet die Embryosackmutterzelle vier Tetradenzellen aus; die unterste wird zum Embryosack. Die Antipoden degenerieren bei der Reifung des Embryosackes, ihre Kerne liegen dann am Grunde des Embryosackes nebeneinander. Schmid (1906) fand ein bis zwei Archesporzellen, von denen sich aber nur eine entwickelt; gelegentlich entwickeln sich mehrere Tetradenzellen zu Embryosäcken. Antipoden in Dreizahl übereinander geordnet. Chalazahaustorium mit zwei Kernen, Mikropylhaustorium entweder einzellig mit vier Kernen oder zweizellig mit 2×2 Kernen, doch wird in diesem Fall die Querwand durchbrochen, und alle vier Kerne wandern in die laterale Aussackung hinein. Dadurch dürften auch die etwas anders lautenden Angaben von Jönsson über die Haustorienbildung richtiggestellt sein.

Nach Bernard (1903) degenerieren die Antipoden nach der Befruchtung. Der Embryosack teilt sich durch eine Querwand, die mikropylare Zelle teilt sich nochmals. Im Chalazahaustorium befinden sich mehrere vergrößerte Kerne, ebenfalls im Mikropylhaustorium.

L. clandestina. Die Pollentetradenbildung verläuft simultan nach dem Furchungsschema (Gates 1925).

Uroskineria spectabilis (Balicka-Iwanowska 1899). Der Mikropylteil des Embryosackes ist mit Zellen angefüllt, die sehr schleimige Membranen besitzen. Diese Zellen sind durch zwei Schläuche mit dem Endosperm verbunden und funktionieren als Haustorien.

Bartsia alpina (Balicka-Iwanowska 1899). Seitliche Aussackung des Mikropylhaustoriums.

Scoparia dulcis (Balicka-Iwanowska 1899). Zweizelliges Mikropylhaustorium.

Familie Bignoniaceae.

Endosperm zellular; mikropylares, vielleicht auch chalazales Haustorium (Hofmeister 1859).

Bignonia venusta. Die Entwicklung des Embryosackes und der Mikrosporen wird von Duggar (1899) beschrieben. Es zeigen sich keine Besonderheiten. Vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird.

Eccremocarpus scaber. Nach Samuelsson (1913) bildet sich das Endosperm durch sukzessive Zellteilung.

Catalpa syringaefolia. Endosperm zellular (Hofmeister 1858). „Das Mikropyleende des Embryosackes schwillt an; hier erfolgt die vorübergehende Bildung freier Zellenkerne und Zellen."

Familie Pedaliaceae.

Endosperm zellular, mikropylares und chalazales Haustorium.

Ceratotheca biloba verhält sich nach Balicka-Iwanowska (1899) wie *Martynia bicolor.*

Trapella. Oliver (1888) gibt die Entstehung des Embryosackes aus der mikropylaren oder einer der mittleren Makrosporen an.

Familie Martyniaceae.

Endosperm zellular, mikropylares und chalazales Haustorium.

Martynia bicolor besitzt einen sehr langgestreckten Embryosack und am Chalazateile ein gut entwickeltes Nährgewebe. Das Chalazahaustorium ist schwach entwickelt und besteht aus zwei sehr verlängerten Zellen. Die schwache Entwicklung dieses Haustoriums führt Balicka-Iwanowska (1899) auf den Überfluß an Nährstoffen in den benachbarten Zellen zurück.

Wenn das Endosperm fertig gebildet ist, beobachtet man eine beträchtliche Verlängerung des Embryosackhalses; dieser ist mit verlängerten Endospermzellen gefüllt, in dem oberen Teile dieser Zellen liegt der Kern, der untere Teil ist von einer Vakuole erfüllt.

Das Mikropylhaustorium ist vierzellig.

M. louisiana wurde von Anderson (1922) untersucht. Vier Makrosporen, die innerste zum Embryosack. Das Endosperm soll sich vor der Befruchtung teilen. Endosperm zellular.

Proboscidea lutea. Es erfolgt die Endospermbildung nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Familie Orobanchaceae.

Das Endosperm von *Christisonia* (Worsdell 1895), *Orobanche* (Bernard 1903) und *Phelipaea coerulea* (Bernard 1903) wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. Sehr primitives mikropylares und chalazales Haustorium.

Die chalazale Zelle des Endosperms von *Orobanche* verlängert sich anscheinend zur besseren Nährstoffleitung; ebenfalls bei *Phelipaea*, bei dieser findet sich noch ein mikropylares Haustorium, aus zwei Zellen bestehend, deren Kerne an die Haustoriumkerne von *Lathraea* erinnern.

Eine ältere Arbeit von Koch (1878) beschreibt die Entwicklung des Samens der *Orobanchen* und gibt bereits die zellulare Endospermbildung an.

Orobanche spec. Nach Bernard (1903) ist das Archespor einzellig, es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die chalazale sich zum achtkernigen Embryosack entwickelt.

Christisonia. Die Untersuchungen von Worsdell (1895—1897) ergaben, daß *Christisonia* 1 Integument besitzt. Die subepidermale Archesporzelle wird, ohne eine Deckzelle abzugeben, zur Embryosackmutterzelle. Normalerweise findet sich nur eine Embryosackmutterzelle vor, gelegentlich werden aber auch zwei beobachtet, die sich dann beide eine Zeitlang weiterentwickeln können. Es bilden sich Tetraden, die innerste Makrospore wird zum normalen achtkernigen Embryosack.

In einer reifen Samenanlage waren zwei weitere Tetradenzellen erhalten geblieben, von denen die eine vier Kerne, die andere nur einen Kern enthielt.

Die Endospermbildung wird eingeleitet durch Bildung einer axilen Reihe von vier Zellen. Dann bildet sich durch longitudinale und transversale Teilungen ein großes Endospermgewebe. „An jedem Ende bleibt der Embryosack als eine enge Verlängerung, die frei vom Endospermgewebe ist.“ Es handelt sich hier um die Endospermhaustorien.

Familie Gesneriaceae.

Keine Deckzelle, ein Integument. Integumenttapetum. Mikropylhaustorium und Chalazahaustorium. Endosperm zellular. Hereinwachsen des Embryosackes in die Mikropyle.

Klugia Notoniana besitzt nach Balicka-Iwanowska (1899) einen im oberen Teile sehr breiten und im unteren Teile sehr engen Embryosack. Der Chalazateil verlängert sich nach der Befruchtung bis an die Epidermis der Samenanlage. Das Endosperm wird durch sukzessive Zellteilung gebildet. An der Mikropyle entwickelt sich ein kleines vierzelliges Haustorium.

Kl. ceylanica (R. Brown) Gardn. Schnarf (1921) beschreibt die Entwicklung des Embryosackes und stellt weitgehende Übereinstimmung mit der der *Labiaten* und *Scrophulariaceen* fest. Schon im vierkernigen Stadium löst er die Epidermiszellen an der Nuzellusspitze auf und wandert in den Mikropylkanal hinein. An der Basis und der Spitze des Integumenttapetums werden zwei Einschnürungen des Embryosackes gebildet.

Wahrscheinlich ist diese Art mit *Kl. Notoniana* identisch. Die Embryosackentwicklung findet nach dem Normaltypus statt; der untere Teil des Embryosackes ist von einer dem Integument angehörenden Mantelschicht umgeben, der obere wächst bis zum Mikropylareingang nach oben. Die Endospermbildung erfolgt zellular. Die untere Zelle und deren Kern bleibt ungeteilt, die obere bildet nochmals eine Querwand. In diesen beiden Zellen treten Längswände auf. Die beiden obersten Zellen bleiben ungeteilt und sind kleine mikropylare Endospermhaustorien. Die ungeteilt bleibende basale Zelle bildet ein großes Haustorium.

Rhytidophyllum crenulatum D.C. und *Rh. tomentosum* Mart. bilden nach Cook (1907) aus der Embryosackmutterzelle direkt den Embryosack ohne weitere Zellteilung; nur einmal wurde die Bildung von zwei Tochterzellen beobachtet. Sogleich nach der Bildung des achtkernigen Embryosackes gehen die Antipodenkerne zugrunde — Zellen um diese Kerne werden nicht ausgebildet — und es bildet sich ein langer Schlauch, der bis an das Ende des Nuzellus reicht, er kommt zustande durch Degeneration einer einzelnen

Zellreihe. In kurzer Zeit gehen die Nachbarzellen dieses Tubus zugrunde und bilden einen runden Sack.

Am Chalazaende des Endosperms ist eine große birnförmige Zelle zu finden, die anscheinend von den ersten Teilungen des Endosperms stammt.

Endlich bildet sich nach Cook die oberste Zelle des Suspensors zu einer Art Haustorium aus. Es dürfte sich hier jedoch wohl um ein mikropylares Endospermhaustorium handeln.

Ramondia Nathaliae Panč. et Petr. Nach Glišić (1924) wird fast stets nur eine Archesporzelle ausgebildet; diese wird ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle. Es werden vier Makrosporen gebildet, von denen die chalazale zum Embryosack wird. Der Embryosack resorbiert den ganzen Nuzellus. Die innere Schicht des einzigen Integuments ist als Tapetum ausgebildet. Der Embryosack ist sehr langgestreckt und wächst in die Mikropyle hinein. Bei der Endospermbildung wird zuerst eine chalazale Zelle gebildet, die sich nicht mehr teilt und später zu einem einkernigen Haustorium wird. Die obere Zelle teilt sich mehrmals und gibt ein aus vier einkernigen Zellen bestehendes Haustorium ab. Der Embryo besitzt einen sehr langen Suspensor. Manchmal wurden Zwillingsnuzelli beobachtet. Die Haploidzahl ist 18.

R. serbica Panč. Die Entwicklung stimmt im allgemeinen nach Glišić (1924) mit der von *R. Nathaliae* überein. Die Haploidzahl ist 36.

Corytoloma cyclophyllum Dus. n. sp. Nach Laurent (1923) ist der Embryosack von einem Integumenttapetum umgeben. (Aus Abb. 2 ergibt sich, daß nur ein Integument vorhanden ist.) Sicherlich wird auch keine Schichtzelle von der Archesporzelle abgegeben. Die Samenanlagen sind tenuinuzellat. Der Embryosack wächst nach der Resorption des Nuzellus in die Mikropyle hinein, wo er sich sehr verbreitert. Die Antipoden gehen sehr bald zugrunde. Die Endospermbildung ist zellular; zuerst wird eine basale Zelle abgegeben, deren Kern sich nochmals teilt und ein zweikerniges Chalazahaustorium bildet, die obere Zelle teilt sich durch eine Längswand, dann entstehen in beiden Zellen Querwände, wodurch ein zweizelliges Mikropylarhaustorium gebildet wird. Die mittlere Zellschicht bildet das eigentliche Endosperm.

Es findet normale Befruchtung statt (Porogamie). Die Eizelle bleibt lange in Ruhe, wächst dann als langer Schlauch in das Endosperm hinein, und erst, wenn sie tief ins Endosperm eingedrungen ist, beginnen die Teilungen des Embryos. Der schlauchförmige Zusammenhang zwischen Embryo und Mikropylhaustorium wird früh abgebrochen, und der Embryo kommt dadurch selbständig im Endosperm zu liegen.

Familie Lentibulariaceae.

Samenanlage unitegminat, tenuinuzellat. Mehr oder weniger ausgeprägte mikropylare und chalazale Endospermhaustorien, Endosperm zellular.

Pinguicula spec. besitzt nach Rosenberg (1909) 50 diploide Chromosomen.

P. vulgaris. Kein Herauswachsen des Embryosackes aus der Mikropyle, kein Drüsengewebe in der Plazenta, keine Endospermhaustorien (Merz 1897).

P. vulgaris bildet nach Samuelsson (1913) das Endosperm durch sukzessive Zellteilung.

Byblis gigantea. Es finden sich nach Lang (1901) zwei Endospermhaustorien. Es sprießen hier mehrere Endospermzellen an der Mikropyle und der Chalaza hyphenartig in die umgebenden Gewebe hinein.

Nach Lang (1903) entwickelt sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack.

Utricularia inflata. Ein- bis mehrkernige Drüsenzellen in der Plazenta, ebenfalls Drüsengewebe an der Chalaza. Endosperm zellular, mikropylares und chalazales mehrkerniges Haustorium. Ein Integument, Integumenttapetum (Merz 1897).

U. purpurea. Keine Porogamie. Der Embryosack tritt aus der Mikropyle heraus, und der Pollenschlauch dringt von der Seite oder der Chalaza aus in den Embryosack ein. Im Griffelkanal Schleim absondernde Drüsenhaare (Merz 1897).

U. stellaris, *U. inflexa*, *U. oligosperma* (wahrscheinlich Amitose in Plazentadrüsenzellen), *U. elachista* (kleistogam), *U. neottioides*, *U. affinis*, *U. bifida* (Porogamie), *U. exoleta* (Merz 1897), *Utricularia* (26 Spezies) (Merl 1915).

U. minor. Die Entwicklung des Endosperms erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Polypompholyx multifida. Archespor einzellig. Drei Makrosporen, die unterste zum Embryosack. Achtkerniger Embryosack. Embryosacktapetum, chalazales Nährgewebe. Endospermbildung zellular, mikropylares und chalazales Haustorium (Lang 1901).

Genlisea ornata, *G. filiformis*, *G. glandulosissima.* Normale Embryosackentwicklung. Porogamie. Integumenttapetum. Ein Integument. Drüsengewebe an der Chalaza und im Integument an der Mikropyle. Endosperm zellular, mikropylares und chalazales Haustorium (Merl 1915).

Familie Globulariaceae.

Endosperm zellular, mikropylares und chalazales Haustorium.

Globularia trichosantha. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes wird von Jönsson (1881) beschrieben. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tochterzellen, deren unterste zum normalen Embryosack wird.

Die Endospermentwicklung erfolgt nach Billings (1901) bei *Globularia* durch sukzessive Zellteilung.

Globularia bildet ein schlauchförmiges verzweigtes Mikropylarhaustorium und Chalazahaustorium.

G. vulgaris. Das mikropylare und chalazale Haustorium wird von Hofmeister (1859) abgebildet.

Familie Acanthaceae.

Wahrscheinlich mikropylares und chalazales Endospermhaustorium. Endospermentwicklung zellular. Die Angaben von Hartmann (1923) über Suspensorhaustorien scheinen mir unrichtig zu sein.

Nach Hartmann (1923) verdrängt der Embryosack den Nuzellus vollkommen. Die Antipoden sind meist frühzeitig degeneriert, bei *Aphelandra* liefern sie ein Haustorium. Teils Suspensorhaustorium (?), teils endospermales Chalazahaustorium.

Bei *Acanthus spinosus* beobachtete bereits Hofmeister (1858) ein mikropylares Haustorium.

A. longifolius. Endosperm zellular, Chalazahaustorium, an der Mikropyle befindet sich vielleicht auch ein Haustorium.

Aphelandra aurantiaca. Die drei Antipoden sind kräftig entwickelt, die unterste bildet ein Haustorium. Außerdem findet sich noch ein mikropylares Haustorium, das vielleicht aus den Synergiden gebildet wird.

Crossandra undulaefolia. Chalazales Endospermhaustorium.

Ruellia rosea. Suspensorhaustorium und chalazales Endospermhaustorium.

R. Herbstii. Suspensorhaustorium.

R. ventricosa wie *R. rosea.*

Schaueria calycotricha wie *R. rosea.*

Beloperone violacea wie *R. rosea.*

Eranthemum albo-maculatum. Suspensorhaustorium.

Barleria strigosa. Chalazales Endospermhaustorium.

Strobilanthes glabratus wie *R. rosea.*

Cryptophragmium ceylanicum. Mikropylares Suspensor- und Endospermhaustorium, chalazales Endospermhaustorium.

Familie Myoporaceae.

Vielleicht mikropylares und chalazales Haustorium. Endosperm nuklear (?).

Myoporum serratum. Nach Billings (1901) langgestreckter Embryosack, Embryosacktapetum. Antipoden degenerieren früh. Endosperm nuklear. Vielleicht mikropylare und chalazale Haustorienanlagen? Sehr lange dünne Suspensorzelle.

8. Reihe Plantaginales.

Die *Plantaginales* zeichnen sich durch mehr oder weniger stark entwickelte Mikropyl- und Chalazahaustorien aus. Die Haploidzahl ist 6, ausnahmsweise 12. 1 Integument mit Tapetum, Archespor einzellig, keine Schichtzelle, vier Makrosporen, die chalazale wird zum Embryosack. Der Nuzellus ist tenuinuzellat und wird vom Embryosack vollkommen resorbiert. Endosperm zellular, die erste Teilung ist eine Querteilung des Embryosackes im oberen Teile.

Familie Plantaginaceae.

Plantago. Während nach den Untersuchungen von Balicka-Iwanowska (1899) bei *P. lanceolata* die beiden unteren Antipodenzellen nebeneinanderliegen und die dritte darüber, ist ihre Lage bei *P. maritima* umgekehrt, und bei *P. coronopus* liegen sie in einer Reihe übereinander. Die Antipoden von *P. lanceolata* sind groß, mit reichem Inhalt versehen und bleiben verhältnismäßig lange bestehen, während sie bei den anderen Arten klein und inhaltsarm sind und bald verschwinden.

Das Endosperm bildet sich durch sukzessive Zellteilung aus und breitet sich besonders im oberen Teile des Embryosackes aus, ohne jemals die Chalazaregion zu erreichen. Der untere Teil des Embryosackes bildet eine Ausstülpung, die sich manchmal verzweigt, z. B. bei *P. maritima* und *P. coronopus.* Diese Ausstülpung ist als Haustorium anzusehen. An der Mikropyle bilden sich zwei Haustoriumzellen, die bis zur Plazenta wachsen.

Eine besondere Stellung nimmt noch *P. lanceolata* ein. Die Haustorien

erreichen eine außerordentliche Entwicklung und besitzen große Kerne, die sich durch Teilung vermehren. Der ganze untere Teil des Embryosackes, in dem die Endospermentwicklung unterbleibt, bildet ein Chalazahaustorium, das reich ist an Inhalt und Kernen. Der äußere Teil des Haustoriums treibt häufig gabelartige Verzweigungen.

Außer diesen Haustorien beobachtet man schon bei der Bildung des Endosperms Protoplasmastreifen, die den Embryosack mit der Tapetenschicht verbinden. Bei der ersten Zellteilung des Embryos entwickeln sich diese Protoplasmastreifen zu baumartigen Verzweigungen, die als Haustorien funktionieren. Es lassen sich drei Hauptäste unterscheiden, der eine verzweigt sich im oberen Teile der Samenanlage, der zweite im mittleren und unteren Teile, der dritte bleibt meistens ungeteilt und wächst zwischen dem Mikropyl- und Chalazahaustorium. Diese seitlichen Haustorien besitzen ein dichtes Plasma, aber keine Kerne.

Nach Němec (1910) besitzt *P. lanceolata* 12 diploide Chromosomen.

Die Embryosackmutterzelle von *P. major* bildet nach Jönsson (1881) vier Makrosporen, von denen die unterste zum Embryosack wird.

P. major ist nach Rößler (1917) gegenüber älteren Angaben nicht aporogam, sondern porogam. Der Pollenschlauch verläßt das lockere Plazentagewebe, geht von der Plazenta entweder oberflächlich oder auch frei in der Ovarhöhle zur Samenanlage über und dringt endlich in die Mikropyle ein.

Nach Ekstrand (1918) ist die diploide Chromosomenzahl bei *P. major*, *psyllium*, *maritima* und *synops* 12, bei *P. depressa* 24. Bei *P. major* wurden Unregelmäßigkeiten sowohl in der Pollenbildung als in der Ausbildung des Embryosackes oft beobachtet. Die heterotypische Teilung der Pollenmutterzelle zeigt oft ungepaarte Chromosomen, und in solchen Fällen gehen alle Chromosomen der Kernfigur ungeteilt nach den Polen. Auch können einzelne Chromosomen zurückbleiben, um Karyomeren zu bilden. Überzählige Tetraden kommen daher vor, bis zu 12 Kerne wurden in einer Tetrade gezählt.

Embryosäcke mit 16 Kernen bzw. Zellen sind häufig, z. B. mit 7 Kernen am mikropylaren Ende, 2 Polkernen und 7 Antipoden. Es scheint, daß einige solche Embryosäcke auch befruchtet werden können.

P. major L. f. *phyllostachya* Wallr. Shadowsky (1924) fand ein einzelliges Archespor, das ohne Abgabe einer Schichtzelle zur Embryosackmutterzelle wird. Von den vier Makrosporen wird die innerste zum Embryosack. Der achtkernige Embryosack verdrängt den Nuzellus vollständig. Nach der Befruchtung teilt sich der Zentralkern in der oberen Hälfte des Embryosackes und bildet eine Querwand aus, die untere Zelle führt dann wiederholte Querteilungen aus, während die obere Zelle eine Längsteilung vornimmt.

Die Antipoden degenerieren ziemlich früh. Es werden mikropylare und chalazale Haustorien gebildet.

Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung wurden nicht beobachtet. Die Haploidzahl ist 6.

Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus.

P. major var. *asiatica*. Die Haploidzahl ist nach Sinotô (1925) 12.

P. japonica. Die Haploidzahl beträgt nach Sinotô (1925) 6. Da diese Art eine außerordentliche Größe besitzt, bestand der Verdacht, daß es sich um eine polyploide Art handele.

P. media. Einzelliges Archespor, vier Makrosporen, die innerste zum Embryosack. Embryosacktapetum (aus der innersten Schicht des Integuments), Porogamie.

Plantago sect. *Novorbis.* Die doppelte Befruchtung wird von Schürhoff (1924) beschrieben. Die Kleistogamie wird als an das weibliche Geschlechtschromosom gekuppelt angesehen.

9. Reihe Rubiales.

1 Integument, Integumenttapetum. Archespor vielzellig, keine Schichtzelle. Samenanlage tenuinuzellat.

Familie Rubiaceae.

Pollen dreikernig. Zum Teil Antipodenhaustorien, Suspensorhaustorien, Endosperm nuklear.

Vor allem sind die Untersuchungen von Lloyd (1902) zu nennen, die sich auf *Vaillantia, Callipeltis, Sherardia, Galium, Asperula, Rubia, Crucianella, Diodia, Richardsonia* und *Houstonia* beziehen.

Das Archespor der *Rubiaceen* ist vielzellig. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen. Die mikropylare Makrospore bildet den Embryosack. Bei *Crucianella* teilen sich sehr viele Makrosporen noch einmal.

Eine der Antipodenzellen vergrößert sich sehr und wirkt als Haustorium, indem sie die übrigen drei Makrosporen absorbiert. Der Embryo bildet zum Teil vom Suspensor eine Anzahl von Haustorien, die zwischen die Endospermzellen eindringen und von dorther Nahrung aufnehmen.

Der Pollenschlauch wächst nach Lloyd (1902) und Mathewson (1906) bei *Richardsonia pilosa* und *Diodia teres* interzellular, bei *D. virginiana* bewegt er sich zum Teil frei in der Höhlung des Fruchtknotens, bei *Houstonia* dringt er seitlich in die Samenanlage ein und zeigt daher eine Zwischenstufe zur Chalazogamie.

Gardenia florida. Němec (1910) beschreibt die vielkernigen Riesenzellen und die Kernverschmelzungen in den durch *Heterodera* verursachten Wurzelgallen. Die Kerne der vielkernigen Riesenzellen rücken zu einem großen Haufen zusammen. Die zusammenrückenden Kerne werden zunächst ellipsoidisch, verlängern sich jedoch dann in einen schnabelförmigen Fortsatz, welcher zum Zentrum der ganzen Kernanhäufung zielt. Diejenigen Kerne, welche im Zytoplasma verteilt geblieben sind, bewahren ihre kugelige Form. Unterdessen beginnt das Zytoplasma allmählich aus den Zellen zu verschwinden. In einigen Riesenzellen schrumpfen nun die Kerne und degenerieren, in anderen verschmelzen dieselben, wenigstens jene, die zu einem Haufen zusammengerückt sind, zu einem kolossalen, substanzarmen Kern von unregelmäßigem Umriß.

In einigen Riesenzellen beobachtete Němec Mitochondrien.

Coffea arabica und *C. liberica* besitzen nach v. Faber (1912) acht Chromosomen im Gametophyten. Die mikropylare Makrospore entwickelt sich zum Embryosack.

Es bildet sich eine aus vier nackten Makrosporen bestehende Tetrade, Wände zwischen den Makrosporen sind niemals vorhanden. Die unter dem Embryosack liegenden Tetradenzellen gehen bald zugrunde.

Houstonia coerulea. Stevens (1912) zählte 16 haploide Chromosomen. Nach Lloyd (1902) besitzt *Houstonia* kein Integument und in-

folgedessen auch keine Mikropyle. Die Antipoden zeigen keine Besonderheiten, und der Embryo bildet keine Haustorien. In den Anaphasen der heterotypischen Teilung sind die Chromosomen der kurzgriffligen Form nur wenig breiter als die der langgriffligen. Unterschiede in der Art der Lagerung wurden nicht beobachtet. Nach L l o y d (1905) geht der Pollenschlauch durch die Plazenta und den Funikulus.

Eine besondere Untersuchung über den Verlauf des Pollenschlauches bringt M a t h e w s o n (1906). Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg interzellular von den Narben durch den Griffel, dann tritt er in die Plazenta ein und wächst durch den Funikulus in eine Samenanlage hinein, wo er den Embryosack in der Gegend des Eiapparates berührt. M a t h e w s o n schließt sich der Ansicht von L l o y d (1902) an, daß es sich hier um eine rein physiologische Erscheinung handle, die keineswegs phylogenetisch verwertbar sei.

Richardsonia pilosa. Die Entwicklung ist der von *Diodia* ähnlich (L l o y d 1902). Die Antipoden sind alle von gleicher Größe, es wird kein Suspensorhaustorium ausgebildet. Die überzähligen Makrosporen degenerieren bald. Das Endosperm wird zuerst parietal-nuklear angelegt. Das Wachstum des Pollenschlauches erfolgt hauptsächlich interzellular.

Sherardia arvensis. Das Archespor, Antipoden- und Suspensorhaustorium, die Endospermentwicklung usw. gleichen völlig der von *Vaillantia* und *Callipeltis* (L l o y d 1902).

Crucianella. L l o y d (1902) untersuchte *Cr. gilanica*, *Cr. macrostachya* und *Cr. herbacea.*

Bei den *Crucianella*-Arten bilden sich nach der Makrosporentetradenbildung keine Zellwände aus. Die vier Makrosporenkerne liegen in je einem Plasmahäufchen, das von den anderen sehr deutlich durch eine Vakuole getrennt ist; nur äußerst dünne Plasmastränge vermitteln die Verbindung der Plasmamassen miteinander. Der mikropylare Makrosporenkern erzeugt allein die Kerne des achtkernigen Embryosackes.

Crucianella macrostachya und *C. gilanica.* L l o y d (1902) gibt zehn haploide Chromosomen an. Die Integumentzellen sind mehrkernig und dürften zur Ernährung der Makrospore beitragen.

Asperula. L l o y d (1902) untersuchte *A. azurea*, *A. galioides*, *A. montana*, *A. setosa* und *A. tinctoria.* Im allgemeinen verhält sich die Entwicklung wie bei *Vaillantia*, doch hat die mikropylare Makrospore in erster Linie die Tendenz, sich zum Embryosack zu entwickeln. Öfters finden sich an der Chalaza oder sogar im Funikulus weitere ausgebildete Embryosäcke vor. Häufig findet auch eine Vermehrung der Antipodenkerne und -zellen statt. Die Haploidzahl von *A. montana* ist 12.

Die Pollen von *A. glauca* (L.) Bless. und *A. odorata* sind nach eigenen Beobachtungen dreikernig, kein Periplasmodium.

Galium. Von L l o y d (1902) wurden untersucht *G. aparine*, *G. recurvum*, *G. pilosum*, *G. Mollugo*, *G. verum*, *G. triflorum*, *G. tinctorum* und *G. parisiense.* Alle Arten zeigen das gleiche Verhalten wie *Vaillantia.* Gelegentlich entwickeln sich zwei oder selten drei Makrosporen weiter.

Rubia tinctoria. Das Archespor besteht nur aus wenigen Zellen. Häufig teilen sich mehrere Makrosporen.

Diodia. Es wird ein langer einreihiger Suspensor, der aber nicht als Haustorium entwickelt ist, gebildet. Das Endosperm wird zuerst nuklear angelegt mit zentraler Vakuole. Bei *D. teres* erfolgt das Wachstum des

Pollenschlauches interzellular, bei *D. virginiana* wächst der Pollenschlauch frei durch die Ovarhöhle.

Diodia virginiana und *D. teres*. Nach Lloyd (1912) bilden die überzähligen Makrosporen mit den Antipoden zusammen ein Zuführungsgewebe für die Nahrung, das bei *D. virginiana* aus zehn Zellen bestehen kann.

Callipeltis. Lloyd (1902) gibt die Entwicklung des Embryosackes aus einer der mittleren Makrosporen an.

C. cucullaria. Das Archespor ist vielzellig; die Entwicklung gleicht der von *Vaillantia*. Hervorzuheben ist wiederum das Haustorium der basalen Antipode. Die Endosperm- und Suspensorentwicklung stimmt nach Lloyd (1902) ebenfalls mit *Vaillantia* überein. Es finden etwa fünf bis sechs freie Kernteilungen im Endosperm statt, ehe Zellwände gebildet werden; auch hier findet sich keine zentrale Vakuole.

Vaillantia hispida. Nach Lloyd (1902) ist das Archespor vielzellig. Es besteht etwa aus 12 Zellen, Schichtzellen werden nicht abgegeben.

Einige oder alle Archesporzellen entwickeln sich weiter. Von den zahlreichen Makrosporen gelangt jedoch nur eine zur Weiterentwicklung, und zwar meistens eine der Endzellen, manchmal auch die mittlere Makrospore einer Tetrade. Bei der Embryosackbildung durchbricht die keimende Makrospore die Nuzellusepidermis und wächst weit in die Mikropyle hinein. Der Embryosack hat eine sanduhrförmige Gestalt. Die anliegenden Zellen des Integumentes werden zerstört. Von den drei Antipoden vergrößert sich die unterste zu einem langen Schlauch, während die beiden darüberliegenden bald mehr oder weniger zu desorganisieren scheinen.

Bei der Endospermbildung werden zuerst keine Zellwände angelegt, aber das Endosperm bleibt eine „solide" Masse, d. h. es wird keine zentrale Vakuole gebildet. Doch schon nach wenigen Teilungen wird das Endosperm zellular, so daß es kaum vom zellularen Typus abweicht.

Der Embryo bildet ein vielzelliges Suspensorhaustorium aus, dessen Basalzelle langgestreckt ist, während die mittleren sehr großen Zellen mehr oder weniger eiförmig sind.

Familie Caprifoliaceae.

Pollen zwei- und dreikernig. Die Endospermbildung bei *Sambucus* und *Adoxa* erfolgt nach dem zellularen Typus, bei *Lonicera Ledebourii*, *L. caprifolium*, *Viburnum Lantana*, *V. opulus* und *Symphoricarpus racemosus* durch freie Kern- und Zellteilung.

Sambucus racemosa und *S. nigra*.

Für *S. racemosa* gab bereits Elfving (1878) das Vorkommen von drei Kernen im reifen Pollenkorn an. Halsted (1887), der diese Mitteilung nicht kannte, berichtete gleichfalls hierüber.

Über die Entwicklung des Embryosackes und des Pollens liegen Mitteilungen von Lagerberg (1909) vor. Der Nuzellus setzt sich aus nur einer einzigen Zellschicht zusammen, welche die einzig vorhandene große Archesporzelle direkt umschließt. Der Kern der Archesporzelle ist von erheblicher Größe. Die haploide Chromosomenzahl ist 18. Die heterotypische Teilung setzt ohne Wandbildung ein. Die beiden Tochterkerne sind anfangs durch einen sehr kräftigen Spindelrest verbunden, dieser verschwindet aber bald ohne Anzeichen von Zellplattenbildung, und an seiner Stelle tritt eine große Vakuole auf, welche die beiden Kerne auseinandertreibt. Die darauffolgende homöotypische Teilung bildet ebenfalls keine

Zellwand, und so entsteht eine Makrosporentetrade, die zu gleicher Zeit das Vierkernstadium des Embryosackes darstellt. Es wird also die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackzelle. Eine der Antipodenzellen erweist sich als bedeutend langlebiger und größer als die zwei anderen und führt außerdem einen größeren Kern. Bei der Endospermbildung tritt zunächst eine Querteilung der Endospermzelle ein, und wahrscheinlich dürfte auch der zweite Teilungsschritt in derselben Weise vor sich gehen. Bemerkenswert sind vor allem Zellkomplexe an der Tapetenschicht des Griffelkanals, die Lagerberg als archesporähnlich beschrieb. Nach Schürhoff (1916) handelt es sich jedoch um Drüsenzellen, die infolge Degeneration des Phragmoplasten bei der Teilung zweikernig geworden sind. Die Reste des Phragmoplasten färben sich ähnlich wie Mitochondrien.

Das Synapsisstadium in den Pollenmutterzellen von *S. nigra* beschreibt v. Boenicke (1911) und weist besonders noch auf die große Ähnlichkeit der Reduktionsteilung von *Sambucus* mit derjenigen von *Adoxa* hin.

Die Entwicklung der Spermakerne im Pollenkern beschreibt Schürhoff (1919).

Für *S. nigra* var. *aurea* und var. *litoralis* gibt Winge (1917) ebenfalls die Haploidzahl 18 an.

Linnaea borealis. Die Entwicklung des Embryosackes schildert Jönsson (1881). Von den vier Makrosporen entwickelt sich die innerste zum normalen achtkernigen Embryosack, dessen Polkerne vor der Reife verschmelzen. Bemerkenswert ist, daß der Autor schon damals den Fadenapparat der Synergiden gut abbildete.

Nach Giger (1913) bildet hier das Tapetum eine geschlossene Scheide von radial gestreckten, stark gefärbten und großkernigen Zellen. Diese innerste Schicht des aus 8—10 Schichten bestehenden Integumentes liefert dem sich später ausbildenden Endosperm die Nährstoffe.

Lonicera periclymenum. Diels (1913) berichtet über die durch Blattläuse bewirkten Änderungen in den Blütenverhältnissen. Die Griffel bilden sich zum Teil zu Antheren aus, die Samenanlagen werden steril und bilden Haare und Drüsenhaare. Die Antheren werden zum Teil staminoid.

L. coerulea. Juel (1915) gibt typische Periplasmodienbildung in den Pollensäcken an. Bei anderen *Lonicera*-Arten konnte ich mich gleichfalls von dem Vorhandensein eines echten Periplasmodiums überzeugen.

L. Ledebourii. Die Embryosackentwicklung beschreibt Jönsson (1881). Die Entwicklung verläuft völlig normal. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern.

Diervilla rivularis Gatting besitzt nach eigenen Untersuchungen keine Periplasmodien in den Antheren, so daß also die Periplasmodienbildung bei den *Lonicereae* auf die Gattung *Lonicera* beschränkt ist.

Billings (1901) untersuchte *Sambucus racemosa, S. nigra, Symphoricarpus racemosus, Viburnum tinus, V. opulus, V. lantana* und *Diervilla japonica.* Normaler Entwicklungsgang, keine Besonderheiten.

Adoxa moschatellina L. Es liegen Arbeiten von Jönsson (1881) und Lagerberg (1906 und 1909) vor. Die Angaben von Jönsson sind von Lagerberg überprüft und richtiggestellt worden. Während die erste Veröffentlichung von Lagerberg nur die besonderen zytologischen Verhältnisse bei den präsynaptischen und synaptischen Stadien der Embryosackmutterzellen behandelt, stellt die zweite in ausführlicher Weise die Entwicklungsgeschichte des Pollens und Embryosacks dar.

Bemerkenswert ist, daß die Embryosackmutterzelle, die normalerweise in Einzahl angelegt wird, direkt zur Embryosackzelle wird.

Ausnahmsweise wurden auch abweichende Bildungen sowie die Anlage von zwei gleichwertigen Archesporzellen beobachtet. Die haploide Chromosomenzahl ist 18. Nach der Bildung der vier Tochterkerne im Embryosack ist das gesamte Zytoplasma feinfädig retikulär bis körnig. Diese Struktur wird jedoch sehr früh in eine mehr kinoplasmatische übergeführt. Es bilden sich nämlich zwischen sämtlichen Kernen kräftige Plasmastrahlungen, auch zwischen solchen, die nicht Schwesterkerne sind. Diese Kinoplasmaverbindungen sind nicht Reste vorheriger Spindelfasern, sondern ihrer Entstehung nach völlig sekundär. Die Tetrade erhält dadurch ein Aussehen, das an dasjenige gewisser Pollentetraden auffällig erinnert.

Von den drei Antipoden besitzen die beiden unteren kleine, zum Teil desorganisierte Kerne, während der obere (der Schwesterkern des einen Polkerns) wesentlich größer ist.

Bei der Befruchtung bleiben beide Synergiden erhalten, da der Pollenschlauch zwischen der inneren Nuzelluswand und dem Hautplasma der Synergiden und dem der Eizelle vordringt.

Abweichende Bildungen, nämlich die Entwicklung eines zweiten Embryosackes, sind von Eichinger (1907) und ebenfalls von Lagerberg beschrieben. Die akzessorischen Embryosäcke bilden sich an zwei verschiedenen Stellen aus, teils unter dem normalen Embryosack in der Chalazaregion, teils neben dem typischen im freien Teile des Nuzellus.

In den Tapetenzellen der Antheren finden sich häufig zwei Kerne, die meistens auf mitotische Weise entstehen, oft sollen aber auch amitotische Teilungsfiguren auftreten. Dadurch entstehen meistens Kerne verschiedener Größe, oft wird aber der Teilungsprozeß nicht zu Ende gebracht, so daß die Tochterkerne teilweise noch weiterhin miteinander vereinigt bleiben.

Meiner Ansicht nach kann es sich hier nur um die bekannten Kernverschmelzungen in den Tapetenzellen handeln.

Die Pollenkörner sind dreikernig und gleichen denen von *Sambucus* genau. Die beiden Spermakerne liegen in einer gemeinsamen Vakuole.

Von besonderem Interesse sind die Drüsenzellen des Griffelkanals, die jedoch keine so ausgebildete Form wie bei *Sambucus* erreichen. Die Zellschicht, die von Lagerberg „leitendes Gewebe“ benannt wird, erweist sich in fertigem Zustand aus sehr großen Zellen mit dichtem Zytoplasma und auffällig großen Kernen zusammengesetzt. Die Kerne zeigen eine eigenartige Aussonderung ihres Chromatinbestandes. Manchmal zeigen sie früher oder später Anzeichen von Degeneration. Sie werden länglich oder hantelförmig, und es sollen sich Amitosen auffinden lassen sowie meistens zwei Kerne in einer Zelle (s. auch bei *Sambucus*).

Bei der Endospermbildung wird durch die erste Teilung eine Längsteilung des Embryosackes erzielt, so daß zwei schlauchförmige Riesenzellen entstehen; die zweite Teilung ist ebenfalls eine longitudinale, erst die dritte Teilung ist transversal, und dadurch werden zwei vierzellige Etagen gebildet. Ausnahmsweise begegnet man im Endosperm amitotischen Kernteilungen.

Aus der ganzen Entwicklung der Gametophyten und des „leitenden Gewebes“ im Griffel ergibt sich, daß *Adoxa* die nächste Verwandte von *Sambucus* darstellt und daß die zytologischen Merkmale zur systematischen Klassifizierung von großer Bedeutung sein können.

Von v. Guttenberg (1909) wird für die Kerne von *Adoxa*, welche

in Zellen liegen, deren Stoffwechsel durch das parasitische *Synchytrium anomalum* besonders vergrößert wurde, eine Vermehrung der Prochromosomen beschrieben. Ferner zeigen die Kerne der Wirtszellen eine bedeutende Größenzunahme und eigenartige Struktur des gelappten Kernes, die durch ein Kanalsystem hervorgerufen wird.

Familie Valerianaceae.

Die *Valerianaceen* besitzen nach Hegelmaier (1889) ein Embryosacktapetum, ferner wird in den Antheren ein Periplasmodium gebildet.

Nach Asplund (1920) wird das Endosperm durch sukzessive Zellteilung gebildet. Die Pollen sind dreikernig.

Von Asplund (1920) werden folgende Haploidzahlen angegeben: *Patrinia rupestris* = 11, *Valeriana montana* = 16, *V. phu* = 24, *V. officinalis* = 32, *Centranthus macrosiphon* = 16.

Fedia cornucopiae besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Valeriana officinalis. Juel (1915) fand typische Periplasmodienbildung aus den Tapetenzellen der Antheren. Die Pollen sind nach eigener Beobachtung dreikernig. Meurman (1925) gibt 14 haploide Chromosomen an.

Valeriana dioica. Meurman (1925) gibt das Vorkommen von Geschlechtschromosomen an. Die Haploidzahl ist 8.

Familie Dipsacaceae.

Tapetenperiplasmodium, Antipodenvermehrung.

Nach Hegelmaier (1889) besitzen die *Dipsacaceen* ein Embryosacktapetum.

Morina longifolia. Hier finden sich nach Balicka-Iwanowska (1899) drei gut entwickelte Antipoden, von denen eine am Chalazaende und die beiden anderen nebeneinander darüber gelagert sind. Die Antipoden vermehren sich nach der Befruchtung und bilden eine Verbindung mit einer Reihe verlängerter Zellen, die anscheinend der Nahrungszuleitung dienen.

Knautia arvensis. Nach Laviallе (1926) gehen von den 50—80 Pollenmutterzellen alle außer 10—20 zugrunde. Die zurückbleibenden bilden eine axiale Reihe.

Für *Knautia* wird von Juel (1915) typische Periplasmodienbildung angegeben. Die Zellen isolieren sich seitlich voneinander und wachsen schlauchförmig zwischen die Pollenkörner hinein; nachdem sie sich in der Mitte begegnet sind, tritt die Verschmelzung zu einem Plasmodium ein.

Das Embryosacktapetum bildet in der Umgebung der Antipoden einen Zellmantel durch wiederholte Teilungen; die mittlere Antipode vergrößert sich stark, später auch noch eine zweite, dann werden die Antipoden und das antipodiale Tapetum aufgelöst und vom Embryosack aufgenommen (Laviallе 1925).

Nach den Untersuchungen von Risse (1926) wurden bei folgenden Gattungen und Arten 8 Chromosomen festgestellt: *Dipsacus silvester*, *D. laciniatus*, *Knautia silvatica*, *Kn. arvensis*, *Succisa australis*, *S. pratensis*, *Scabiosa Columbaria*, *Sc. stellata*, *Sc. maritima*, *Sc. micrantha*, *Sc. acrania*, *Sc. daucoides*, *Sc. atropurpurea.* Bei *Cephalaria leucantha* (?) konnte eine absolut sichere Zahl noch nicht festgestellt werden. Die Reduktionsteilung verläuft bei allen Arten in normaler Weise.

Periplasmodiumbildung wurde bei *Cephalaria leucantha*, *Knautia arvensis* und *Scabiosa Columbaria*, *Sc. acrania*, *Sc. stellata*, *Sc. maritima*, *Sc. branchiata*, *Sc. prolifera* festgestellt.

Am ausgeprägtesten zeigt den Ansatz zu Periplasmodiumbildung *Knautia*. Wenn die Pollenmutterzellen sich in Tetraden teilen, so sind die Tapetenzellen sehr groß, reich an Plasma und haben in der Mitte eine große Vakuole. Die Kerne sind groß und zeigen reichen Chromatingehalt. Wenn die Tetraden sich auflösen, so verlängern sich die Tapetenzellen zentripetal, schieben sich zwischen die Pollenkörner und füllen die Räume zwischen ihnen aus. Das Plasma der einzelnen Zellen verschmilzt nicht miteinander.

Bei den *Skabiosen* geht die Einwanderung der Tapetenzellen später vor sich. Sie bleiben erst an der Pollenfachwand liegen. Wenn die Pollenkörner mit der Bildung der Exine begonnen haben, bewegen sich lange Plasmaschläuche mit Kernen zwischen die Pollen. Die Kerne sind noch reich an Chromatin. Sie legen sich vielfach an die Pollenkörner und degenerieren.

Bei *Dipsacus* sind die Tapetenzellen zur Zeit der Synapsis groß und reich an Plasma. Die Kerne sind reich an Chromatin. Letzteres zeigt sich wie bei *Knautia* in Gestalt von kleinen Kügelchen. Nach dieser Zeit lockern die Tapetenzellen ihren Verband und beginnen zu degenerieren. In späteren Stadien sieht man dann Plasmareste mit degenerierten Kernen zwischen dem Pollen liegen.

Für *Scabiosa japonica* gibt Tahara (1915) die Haploidzahl 8 an.

10. Reihe Cucurbitales.

Die Samenanlagen sind bitegminat, krassinuzellat.

Bei manchen Arten bildet der Pollenschlauch Haustorien. Die Pollen sind zweikernig.

Die Samenanlagen sind nach Kratzer (1918) anatrop, sie besitzen einen kräftigen, vielschichtigen Nuzellus mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumenten. Die Archesporzelle teilt sich in Deckzelle und Embryosackmutterzelle. Die Deckzelle liefert durch wiederholte Teilungen 10—20 Schichtzellen. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, deren innerste zum Embryosack wird. Der Embryosack ist achtkernig; ausnahmsweise finden sich mehr als drei Antipoden, wie Hofmeister schon bei *Sicyos* beobachtete. Die Antipoden gehen kurz nach der Befruchtung zugrunde. Die Endospermentwicklung ist nuklear. Der untere Teil des nuklearen Endosperms bohrt sich wurmförmig in das Nuzellusgewebe hinein und zehrt es auf. Zur Zeit der Reife füllt der Embryo den ganzen Embryosack aus bis auf ein bis zwei Endospermschichten. Die Synergiden bleiben fast während der ganzen Embryoentwicklung erhalten und zeigen bei manchen Gattungen eine auffallende Größe und reichen Plasmagehalt.

Der Pollenschlauch vollzieht nach Kratzer (1918) die Befruchtung für gewöhnlich in normaler Weise; die von anderen Autoren an einzelnen Varietäten von *Cucurbita Pepo* und an *Bryonia* beobachtete Chalazogamie konnte er nicht feststellen. Auffallend ist die Größe des Pollenschlauches; relativ am geringsten ist sie bei *Thladiantha*, am bedeutendsten bei *Cucurbita*, sie ist direkt proportional der Größe des Pollenkorns.

Der Pollenschlauch löst auf seinem Weg zur Eizelle zahlreiche Nuzelluszellen auf und zerstört auf diese Weise bei manchen Gattungen den größten Teil der langen Nuzellusspitze bis in die Nähe des Embryosackes. Da er sich eng den Resten des Nuzellus anschmiegt, erzeugt er besonders bei *Cucurbita*, *Cyclanthera* und *Echinocystis* eine kugelige Ausbuchtung. Bei *Cucurbita* bildet er eine Art von Verzweigungen, welche zwischen Nuzellus und Integumente oder auch zwischen die Zellreihen der Integumente eindringen und sich wie auch den Hauptstamm des Pollenschlauches mit Inhalt füllen. Dieser Prozeß ist keineswegs mit der Befruchtung zu Ende, vielmehr wachsen die Äste auch nachher noch weiter.

Während Longo (1903) der Ansicht ist, daß durch dies Pollenschlauch„haustorium" die alleinige Ernährung des Embryos erfolge, zeigt Kratzer (1918), daß dessen Annahmen auf falschen Beobachtungen beruhen, hingegen dient der Pollenschlauch als Haustorium für den Nuzellus.

Familie Cucurbitaceae.

Bei *Cucurbita* und *Cucumis* bildet der Pollenschlauch Verzweigungen, die als Haustorien dienen. Die Endospermbildung erfolgt nach dem nukleären Typus.

Bryonia dioica führt 12 haploide Chromosomen ohne auffällige Größenunterschiede (Strasburger 1909). Die Angabe von Strasburger (1910), daß die Haploidchromosomenzahl 10 betrage, beruht nach einer schriftlichen Mitteilung an Tischler (s. 1915) auf einem Schreibfehler. Als Haploidzahl gibt Meurman (1925) 10 an. Heterochromosomen kommen bei der ♀ Reduktionsteilung nicht vor.

Br. alba besitzt nach Boenicke (1911) 10 haploide Chromosomen. Meurman (1925) fand als Haploidzahl ebenfalls 10.

Tischler (1906) fand beim Bastard von *Br. alba* × *dioica* 12 haploide Chromosomen. Es dürfte daher wahrscheinlich auch bei *Br. alba* 12 die Haploidchromosomenzahl sein. Wenn jedoch die Angabe Boenickes, daß *Br. alba* nur 10 Chromosomen habe, stimmt, müssen die 12 Chromosomen, die Tischler in der heterotypen Spindel des Bastards fand, als 10 bivalente und 2 univalente gedeutet werden. Klarheit darüber konnte Tischler (1915) bei erneutem Studium seiner alten Präparate nicht schaffen.

Bei der Pollenentwicklung von *Br. alba* × *dioica* stellte Tischler (1906) fest, daß der Pollen nur in seltenen Fällen einen normalen Entwicklungsgang einhält. Häufig zeigen die aus der Tetradenanordnung hervorgehenden Pollenkörner eine große Vakuole in ihrem Innern und nur geringe Mengen Protoplasma. Der Kern enthält einen verhältnismäßig großen Nukleolus neben geringen Chromatinresten.

Derartig sterile Pollenkörner beobachtete auch Wefelscheid (1911) bei *Br. dioica*. Doch ließ sich häufig in den Fällen, wo die außergewöhnliche Größe des Kerns und seine Struktur auf Desorganisation hinwies, noch eine Sonderung des Chromatins in Chromosomen und weiterhin ein Teilungsvorgang feststellen; in manchen sterilen Pollenkörnern konnte es noch zur Abgrenzung der generativen Zelle kommen. Wenn in anormalen Fällen die Teilung des primären Pollenkerns nicht zu Ende geführt wird, läßt sich häufig beobachten, daß die einzelnen Chromosomen oder Chromosomenanlagen aus dem Kern ausgestoßen werden. Ferner unterbleibt

in anormalen Fällen die Anlage einer Zellmembran zwischen vegetativer und generativer Zelle.

In den Embryosackmutterzellen des *Bryonia-* (*alba* × *dioica*) Bastardes zeigte sich nach Tischler (1906) insofern ein von den Pollenmutterzellen abweichendes Verhalten, als die Embryosackmutterzellen schon vor der heterotypischen Teilung zugrunde gehen konnten, ferner wurden keine Zwergkerne gebildet, da die Chromosomen sich auf beide Pole verteilten.

Die Pollenentwicklung verschiedener *Cucurbitaceen* wird von Kirkwood (1907) beschrieben. Kirkwood (1905) untersuchte 17 Arten von *Cucurbitaceen* und beschreibt vor allem auch die Embryosackentwicklung, Befruchtung, Endospermbildung und den Weg des Pollenschlauches.

Benincasa cerifera. Kratzer (1918) hebt besonders die große Zahl von Schichtzellen hervor.

Cucurbita Pepo. Nach Kratzer (1918) fallen die großen Synergiden auf, die zur Zeit der Befruchtung zwei Drittel der Embryosacklänge erreichen. Sie bleiben beinahe die ganze Periode der Samenentwicklung erhalten.

Ferner wurden von Kratzer (1918) noch untersucht: *Lagenaria*, *Cucumis*, *Citrullus*, *Luffa*, *Momordica*, *Trichosanthes*, *Bryonia*, *Thladiantha*, *Echinocystis*, *Cyclanthera*, *Ecballium*, *Sicyos* und *Sechium*. Vor allen Dingen wurde die Bildung der Samenschalen studiert.

Die Embryosackentwicklung von *Cucurbita* verläuft nach Longo (1903) in normaler Weise; hervorzuheben ist die kräftige Ausbildung des Fadenapparates der Synergiden.

Bei *C. Pepo* dringt der Pollenschlauch durch das Leitgewebe des Griffels und der Samenanlage vor, dann durch den Funikulus und das äußere Integument und gelangt so in Berührung mit dem Nuzellus, er dringt in dessen Spitze ein und bildet eine Erweiterung, die viel größer als der Embryosack ist. Von dieser verzweigen sich Seitenäste, die das innere Integument durchdringen und zwischen den Integumenten sich weiterverbreiten.

Die anderen *Cucurbitaceen* zeigen diese Eigentümlichkeiten des Pollenschlauches nicht, so daß die Gattung *Cucurbita* unter den *Cucurbitaceen* eine besondere Stellung einnimmt. Der endotrope Verlauf des Pollenschlauches ist darauf zurückzuführen, daß die chemotaktisch wirksamen Substanzen im Innern des leitenden Gewebes ausgeschieden werden; während sie bei ektotropem Verlauf nach der Oberfläche ausgeschieden werden.

Lundegårdh (1914) gibt 24 Chromosomen für die diploide Generation an.

Von Flach (1924) wurden die zytologischen Verhältnisse bei der Gefäßbildung untersucht. Der Kern zeigt etwa 27—32 Chromozentren bei der Diploidzahl 24.

C. Pepo L. var. *gr. pomiformis* var. *aurantia* Alef. Kozhukhow (1925) gibt als Diploidzahl 40 an.

C. Pepo L. var. *gr. citrullina* Alef. Als Diploidzahl gibt Kozhukhow (1925) 42 an.

Bastarde zeigen nach Hagedorn (1924) Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung, während bei reinen Linien sich gelegentlich Parthenokarpie findet. Zytologische Untersuchungen wurden nicht angestellt.

C. maxima. Die Haploidzahl ist 20. Die Pollentetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Furchungstypus (Castetter 1926). Als Diploidzahl gibt Kozhukhow (1925) 48 an.

C. moschata Duch. Kozhukhow (1925) fand als Diploidzahl 48.

Cucumis sativus. Nach Tillmann (1906) ist der Nuzellus flaschenförmig und schnabelförmig in die Mikropyle verlängert. Während Kirchner (1905) Apogamie für wahrscheinlich hielt, beschreibt Tillmann den Befruchtungsvorgang. Die Eizelle ist vor der Befruchtung sehr verlängert. Die Polkerne verschmelzen, bevor der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt. Die Pollenschläuche sind breit und haben haustoriale Verzweigungen. Der Suspensor besteht aus einer einzigen Zelle.

Kozhukhow (1925) gibt als Diploidzahl 14 an.

C. Melo L. var. *gr. reticulatus* Alef. Die Diploidzahl beträgt nach Kozhukhow (1925) 24.

C. Melo L. var. *gr. melitensis* Alef. Die Diploidzahl ist 24 (Kozhukhow 1925).

Citrullus vulgaris L. Als Diploidzahl wird von Kozhukhow (1925) 22 genannt.

Das Verhalten des Pollenschlauches wurde von Kirkwood (1906) bei *Melothria pendula, Micrampelis lobata* und *Cyclanthera explodens* untersucht. Der Pollenschlauch dringt in die Mikropyle ein und bildet in ihr eine sackartige Erweiterung.

Über Zellkornwanderungen in den Haarzellen von *Cucurbitaceen* berichtet Bobilioff-Preisser (1916). Die Kerne in den Haarzellen sind traumatotaktisch unempfindlich. Bei intakten Pflanzen findet nur eine schwache Kernwanderung statt. Die Bewegung erfolgt aktiv durch Gestaltsveränderung des Kernes und zeigt sich auch in verletzten Zellen.

11. Reihe Campanulatae.

Die Samenanlagen sind unitegminat, tenuinuzellat.

Familie Campanulaceae.

Die *Campanulaceen* bilden ein Mikropyl- und ein Chalazahaustorium. Die Endospermbildung erfolgt durch sukzessive Zellteilung. Die chalazale Makrospore wird zum Embryosack. Ein Embryosacktapetum wird ausgebildet. Die Pollenkörner sind zweikernig. Der Embryosack wird nach dem Normaltypus gebildet.

Campanula rotundifolia. Über die Entwicklung des Mikropyl- und Chalazahaustoriums berichtet Balicka-Iwanowska (1899). Nach der Befruchtung verbreitert sich der Embryosack an der Mikropyle und zeigt die Anlage der Haustorien mit ihren Kernen, darunter befinden sich noch vier Zwischenzellen, zwischen denen der Suspensor liegt. Das Chalazahaustorium wird zuerst aus einer eiförmigen Zelle gebildet, die sich aber mehrmals teilt und später die Kerne verliert. Die Haploidchromosomenzahl ist nach Armand (1912) 20.

C. patula. Die Endospermbildung erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellbildung.

C. grandis. Overton (1905) gibt die Zahl der haploiden Chromosomen mit 8 an.

C. Rapunculus. Armand (1912) zählte 10 Chromosomen im Gametophyten.

C. americana L. Die Entwicklung des normalen achtkernigen Embryosackes, die Befruchtung und die Zweikernigkeit des Pollenkorns wird von Barnes (1885) beschrieben. Schon Hofmeister (1859) hatte das mikropylare und chalazale Haustorium angegeben.

C. medium. Hofmeister (1859) bildet die Endospermhaustorien ab.

Specularia speculum besitzt nach Armand (1912) die haploide Chromosomenzahl 8. Nach Hegelmaier (1886) bildet sich das Endosperm durch sukzessive Zellteilung.

Für *Phyteuma spicatum* gibt Armand (1912) 18 Chromosomen in der haploiden Generation an.

Musschia Wollastonii. Die Endospermbildung erfolgt nach Samuelsson (1913) durch sukzessive Zellteilung.

Lobelia syphilitica. Jönsson (1881) beobachtete zwei Embryosackmutterzellen und einmal eine ganz abnorme Ausbildung von Mutterzellen, ferner die Verdrängung der Epidermis des Nuzellus durch die beiden Mutterzellen.

Auch die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *L. Dortmanna* wird von Jönsson (1881) geschildert.

Endlich wird noch die Tetradenbildung der Embryosackmutterzelle und die Bildung der Elemente des Embryosackes von *L. Aubrietiae* von Jönsson (1881) angegeben.

L. erinus zeigt nach Jönsson (1881) keine Besonderheiten. Die unterste der vier Makrosporen entwickelt sich zum Embryosack.

Die Anzahl der Chromosomen im Gametophyten von *L. erinus*, *L. urens* und *L. Dortmanna* beträgt nach Armand (1912) 8. Die Befruchtung geht in normaler Weise vor sich.

Bei *L. Dortmanna* folgt auf die ersten Kernteilungen der Eizelle nicht sofort die Zellwandbildung, sondern die Membranen werden etwas später angelegt (?).

Die Endospermbildung von *L. Cliffordiana* und *L. excelsa* erfolgt nach Billings (1901) durch sukzessive Zellteilung. Es werden Mikropyl- und Chalazahaustorien gebildet.

L. urens. Die Reduktionsteilung wird von Armand (1921) beschrieben, ohne daß wesentlich Neues gebracht würde.

Glossocomia. Haustorien (Hofmeister 1859).

Codonopsis viridiflora. Haustorien (Hofmeister 1859).

Familie Goodeniaceae.

Zum Teil Tetradenpollen, kleines Mikropylhaustorium.

Leschenaultia besitzt nach Urban (zitiert bei Wille 1886) Tetradenpollen, während die andern von Urban untersuchten Arten Einzelpollen besaßen.

Scaevola attenuata und *Sc. Koenigii* wurden von Billings (1901) untersucht. Verlängerte Suspensorzelle. Ein schwaches Mikropylhaustorium wird entwickelt.

Familie Stylidiaceae.

Endosperm teils zellular, teils nuklear, keine Haustorien.

Stylidium squamellosum. Nach Burns (1900) entsteht das Endosperm nach dem nuklearen Typus, doch findet bald Zellbildung statt.

St. adnatum. Dahlgren (1920) fand, daß das Endosperm nach dem zellularen Typus entsteht.

Familie Calyceraceae.

Endosperm zellular, keine Haustorien.

Acicarpha tribuloides Juss. Der Bau der Samenanlage, die Teilung der Embryosackmutterzelle und die Entwicklung des Embryosackes bis zur Befruchtung werden von Dahlgren (1915) beschrieben. Sie zeigen typisches Verhalten. Das Endosperm ist von Anfang an zellular. Die beiden ersten Teilungen sind transversal, dann kommen Längswände hinzu. Die Haploidzahl beträgt etwa 8.

Familie Compositae.

Ein Integument, Integumenttapetum. Archespor vielzellig oder einzellig. Keine Schichtzelle.

Fast stets entwickelt sich die chalazale Makrospore zum Embryosack. In der Literatur sind oft Antipoden als Makrosporen betrachtet, so daß manche Fälle noch einer Klärung bedürfen. Hier sind vor allem zu nennen *Aster, Tragopogon, Conyza, Doronicum, Petasites, Calendula* usw.

Bei nachfolgenden Arten wird nach Palm (1914) stets nur die chalazale der vier Makrosporen zum Embryosack vom Normaltypus. Die Antipoden sind fast immer zu dreien übereinander gelagert und zuweilen zweikernig: *Aster Novi Belgii, Cirsium arvense, Dahlia coronata, Matricaria Chamomilla, Bellis perennis*; ferner *Helianthus anuus* (Hegelmaier 1889), *Antennaria dioica* (Juel 1898, 1899), *Gnaphalium* (Schiller 1907), *Silphium* (Merrell 1906), *Anthemis* (Holmgren 1915) usw. Daraus ergibt sich, daß bei den *Astereae, Cichorieae* und *Senecioneae* sowohl die mikropylare als auch die chalazale Makrospore den Embryosack liefern kann, bei den *Inuleae, Heliantheae, Anthemideae* bildet die chalazale und bei den *Calenduleae* die mikropylare Makrospore den Embryosack.

Für bestimmte Untergruppen ist die Anzahl der Chromosomen nach Winge (1917) regelmäßig, so z. B. besitzen die *Heliantheae* acht, die *Anthemideae* neun Chromosomen bzw. deren Vielfaches, *Senecio* 5 (Afzelius 1924). Die Antipoden liegen häufig übereinander in einer Reihe angeordnet, z. B. bei *Tussilago, Senecio, Silphium* u. a. Sehr häufig kommt eine Vermehrung der ursprünglichen drei Antipodenzellen zu einem größeren Gewebekomplex vor, z. B. bei *Gnaphalium, Aster, Senecio, Antennaria, Conyza, Tussilago.*

Die Teilung der generativen Zelle geht bei allen Compositen im Pollenkorn vor sich. Dreikernige Pollenkörner wurden bei *Centaurea, Silphium, Dahlia, Chrysanthemum* beschrieben.

Die Spermakerne sind häufig spermatozoenähnlich, z. B. bei *Silphium, Helianthus, Gnaphalium.*

Bei manchen Arten wurde apogame Fortpflanzung beobachtet, z. B. bei *Antennaria, Taraxacum, Hieracium.*

Die Endospermbildung erfolgt teils nach dem zellularen Typus, teils nach dem nuklearen. Meistens scheint der zellulare Typus (Dahlgren 1920) aufzutreten.

Vernonieae.

Vernonia spec. Endosperm zellular (Dahlgren 1924).

Eupatorieae.

Ageratum mexicanum. Von den vier Makrosporen scheint sich die unterste nach Dahlgren (1920) zum Embryosack zu entwickeln. Die Antipoden sind mehrkernig. Das Endosperm ist zellular. Die Haploidzahl beträgt nach Langlet (1925) 10. Für *Ag. conyzoides* gibt Ishikawa (1916) ebenfalls die Haploidzahl 10 an.

Eupatorium. Nach den Untersuchungen von Holmgren (1916) pflanzt sich *Eupatorium glandulosum* (im Gewächshause des Botanischen Instituts zu Stockholm) auf apogamem Wege fort, während *Eup. cannabinum* sich als rein sexuell erwies.

Wird nach Holmgren (1919) ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so folgt auf seine erste Teilung immer Wandbildung. Verschmelzen hingegen die Polkerne nicht, so teilen sie sich jeder für sich, und dem zellularen Endosperm schreitet ein nukleares Stadium, jedoch bis zu höchstens vier freien Kernen, voran. Holmgren (1919) gibt folgende Haploidzahlen an: *Eup. cannabinum* = 10, *Eup. ianthinum* = 10, *Eup. ageratoides* = 17, *Eup. Purpusi* = 17, *Eup. petiolatum* = ca. 17, *Eup. glandulosum* = $\frac{51}{2}$ (keine Reduktionsteilung!).

Adenostyles albifrons. Nach Langlet (1925) entwickelt sich der Embryosack nach dem Normaltypus, später tritt eine Vermehrung der Antipoden ein. Ausnahmsweise kann eine vergrößerte Antipodenzelle sowohl in der Chalaza als in der Mikropylregion vorkommen. Der Embryosack von *Adenostyles* hat denselben Typus wie die *Senecioneae* und unterscheidet sich von dem der *Eupatorieae.* Die chalazale Makrospore bildet den Embryosack.

Astereae.

Solidago serotina stimmt mit *Aster Novae Angliae* nach Chamberlain (1895) fast völlig überein. Palm (1914) glaubte, daß sich die mikropylare Makrospore der Regel nach zum Embryosack entwickele, während die übrigen Tetradenzellen persistieren können und dann ebenfalls Kern- und Zellteilungen erfahren. Diese Angabe dürfte jedoch durch Caranos Untersuchungen überholt sein.

Von Martin (1892) wird die Embryosackentwicklung von *Solidago* und *Aster* beschrieben. Es wird hier mitgeteilt, daß sich die chalazale Makrospore zum Embryosack entwickelt. Um die Antipoden werden keine Zellwände gebildet. Es geht aus dieser Veröffentlichung jedoch weder hervor, welche Arten der genannten Gattungen untersucht wurden, noch ob sich die Ergebnisse auf *Aster* oder *Solidago* beziehen. Endlich wurde *S. serotina* von Carano (1921) beschrieben. Dieser wies vor allem nach, daß sich die chalazale Makrospore zum Embryosack entwickelt. Es werden zwei bis vier Antipoden gebildet, die häufig mehrkernig sind. Die unterste Antipode vergrößert sich oft bedeutend. Das Endosperm ist zellular.

Bei allen *Solidago*-Arten ist das Archespor einzellig.

S. canadensis. Nach Carano (1921) ist die Haploidzahl 9. Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack. Das Endosperm ist zellular.

S. Riddellii. Die Haploidzahl ist nach Carano (1921) 18. Archespor einzellig, die chalazale Makrospore wird zum Embryosack. Zwei zweikernige oder mehr Antipoden, die unterste schlauchförmig verlängert.

Bellis perennis. In einem Blütenkörbchen, aber auch nur in diesem einen, fand Carano (1913), daß alle Samenanlagen Embryosäcke enthielten, deren mehr oder weniger prägnante Deformation ungefähr in derselben Weise verlief. Zu oberst sah man ein Gebilde, das einem normalen Embryosack entsprach und Synergiden, Eizelle und Zentralkern enthielt. Auf der Grenze einer unteren Höhlung befanden sich sieben Antipoden, von denen eine vielkernig war. An der oberen Wand der unteren Riesenzelle war eine große Zelle befestigt, ganz und gar vom Aussehen einer Eizelle, außerdem waren noch zwei Kerne vorhanden, von denen einer bereits zu einer formlosen Masse deformiert war, während der andere die Kennzeichen eines Zentralkerns darbot. Carano teilt auch andere Fälle mit, wo die Embryosäcke nicht weniger eigentümliche Abnormitäten erkennen ließen.

Carano deutet seinen Befund in Anlehnung an Chamberlain (1895) und Opperman (1904) dahin, daß eine Antipodenzelle zu einem normalen Embryosack auswachsen könne.

Nach Palm (1915) erfolgt die Entwicklung bei *B. perennis* in Übereinstimmung mit den meisten anderen *Compositen.* Die Embryosackmutterzelle bildet vier Makrosporen, von denen sich die chalazale zum Embryosack entwickelt. Die Antipoden vermehren sich und werden mehrkernig. Nur in einer einzigen Samenanlage wurde gefunden, daß sämtliche Makrosporen zu keimen begannen und daß außer der mikropylaren, aus welcher sich der normale Embryosack entwickelt hatte, besonders die unterste einen nicht geringen Grad von embryosackähnlichem Aussehen angenommen hatte.

Es dürfte daher auch der von Carano mitgeteilte Fall auf eine Entwicklung mehrerer Makrosporen zurückzuführen sein.

Die Endospermentwicklung erfolgt nach Carano (1915) nach dem zellularen Typus. Weitere Untersuchungen stellte Carano (1921) an. Er zeigte hier vor allem, daß sich von den zahlreichen Antipoden häufig eine oder mehrere außerordentlich vergrößern und dabei embryosackähnliche Formen annehmen können. Er deutet daher die „akzessorischen Embryosäcke" als Antipoden entgegen der Anschauung von Palm. Manchmal fand sich auch ein zweizelliges Archespor bzw. zwei Reihen von Makrosporentetraden. Die Haploidzahl beträgt nach Ishikawa (1911) und Winge (1917) 9.

Aster Novae Angliae. Von Chamberlain (1895) wird angegeben, daß sich die chalazale Makrospore meist, doch nicht immer zum Embryosack entwickle, ferner wurde eine Vermehrung der Antipoden bis zu dreizehn beschrieben. Sechs bis sieben sind ebenso häufig wie drei. Die Zahl der Kerne in einer Antipodenzelle wechselt von eins bis über zwanzig. Ferner entwickelt sich die unterste der Antipodenzellen häufig zu einem Embryosack. Rosenberg (1907) glaubte, daß hier ein gleicher Fall von Aposporie vorliege wie bei *Hieracium.*

Nach Opperman (1904) entwickelt sich bei *A. undulatus*, *A. multiflorus*, *A. Novi Belgii* und *A. Novae Angliae* die unterste Makrospore zum Embryosack.

Nach Palm (1914) kann sich aus jeder der vier Makrosporen von *A. Novae Angliae* der Embryosack entwickeln; am häufigsten aus einer der drei oberen. In solchen Fällen werden die Antipoden reduziert und ihre

Funktionen von den persistierenden Tetradenzellen übernommen. Die Zellen teilen sich öfter und werden auch häufig mehrkernig. Bisweilen können sie ein embryosackähnliches Aussehen annehmen. Es ist wahrscheinlich, daß die von Chamberlain und Opperman beschriebenen „antipodal oospheres" aus derartig persistierenden Tetradenzellen entstanden sind. Chamberlain (1918) bleibt jedoch bei seiner Ansicht, daß es sich um eine Entwicklung aus Antipodenzellen handle.

Bei *A. undulatus* traf Opperman (1904) nur in einzelnen Fällen einkernige Antipoden an, dagegen oft solche mit vielen Kernen, so bildet sie z. B. Antipoden ab, von welchen die eine 14 verschieden große, die andere 19 kleinere Kerne enthielt. Ferner beschreibt sie einen Fall, wo im antipodialen Ende ein zweiter Eikern (?) beobachtet wurde. Es handelt sich nach meiner Auffassung jedoch um eine beweglich gewordene Synergide, die an der Bildung des sekundären Embryosackkerns teilnimmt, wie wir dies z. B. von *Cypripedium*, *Gastrodia* und *Alchimilla* wissen.

Eine weitere Untersuchung über *A. Novae Angliae* liegt von Carano (1921) vor. Das Archespor ist ein- oder zweizellig. Jede der vier Makrosporen ist entwicklungsfähig. Wenn sich eine der oberen Makrosporen entwickelt, bleiben die unteren häufig noch eine Zeitlang erhalten. Die „akzessorischen Embryosäcke" entstehen aber nicht aus solchen Makrosporen, sondern sind als mehrkernige Antipoden anzusehen. Die Haploidzahl ist 5.

A. Pattersonii. Nach Palm (1914, 1915) finden wir in den jüngsten Stadien einen sehr breiten Nuzellus mit wenigstens zwölf oder auch mehr Archesporzellen; nach der Tetradenteilung beginnen sämtliche Makrosporen im Nuzellus zu keimen, bis schließlich einige der mikropylaren Embryosäcke sich plötzlich weiterentwickeln, während die anderen auf dem zweikernigen Stadium stehen bleiben.

A. sibiricus. Nach Palm (1914) findet wahrscheinlich eine aposporische Entwicklung des Embryosackes statt.

A. capensis. Dahlgren (1920) beobachtete vier Makrosporen. Einmal fand er zwei Makrosporen derselben Tetrade in Kernteilung. Er hält die gelegentlich vorkommenden großen Zellen im Chalazateil für persistierende Makrosporen. Das Endosperm wird wahrscheinlich durch sukzessive Zellteilung gebildet. Jedoch behauptet Hofmeister (1858), daß die Entwicklung des Endosperms durch freie Zellbildung erfolge.

Vittadinia triloba D.C. Nach Palm (1922) werden bei den meiotischen Teilungen keine Zellwände gebildet. Die beiden mikropylaren Makrosporenkerne bilden den zweikernigen Embryosack, also *Scilla*-Typus. Die chalazalen Makrosporen degenerieren mit wenigen Ausnahmen. Die Endospermbildung erfolgt wahrscheinlich zellular. Gegen die Regel scheinen gelegentlich auch andere Tetradenkerne nicht nur ihr Leben behalten, sondern sich sogar noch weiter teilen zu können. Wir hätten dann einen interessanten Übergang zum sechzehnkernigen Embryosack, wie er bei mehreren *Compositen* vorkommt. Aus den Antipoden können sich ebenfalls eine größere Anzahl (10—12) entwickeln.

Erigeron. Für *E. philadelphicus* L. und *E. strigosus* Muhl. gibt Land (1900) die Haploidchromosomenzahl 8 an. Die Teilung des Endospermkerns ist mit Zellwandbildung verbunden. Der erste Teilungsschritt teilt den Embryosack in der Längsrichtung in zwei Zellen, die nächste Teilung erfolgt senkrecht zur ersten.

Bei *E. aurantiacus* beobachtete Dahlgren (1920) vier Makrosporen,

wie es auch Holmgren (1919) für *E. bonariensis* angibt. Nach Holmgren finden wir innerhalb der Gattung *Erigeron* alle die Entwicklungstypen vertreten, welche innerhalb der *Compositae* beobachtet worden sind. Der Embryosack kann außer in normaler Weise von zwei Makrosporenkernen gebildet werden (*E. unalaschkensis*, *E. Coulteri* und möglicherweise *E. macranthus*). Bei dem apogamen *E. cfr. annuus* entwickelt sich der Embryosack in Übereinstimmung mit Juels Untersuchung über *Antennaria alpina*, und bei *E. eriocephalus* und *E. politus* finden wir den von Palm beschriebenen Typus eines sechzehnkernigen Embryosackes.

Holmgren (1919) gibt ferner als Haploidzahlen an: *E. politus* = 9, *E. eriocephalus* = 9, *E. macranthus* = 13, *E. cfr. annuus* = 13—14, *E. unalaschkensis* = 18, *E. linifolius* = 26 (27?), *E. bonariensis* = 27.

Dahlgren beschreibt für *E. aurantiacus* ein vierzelliges Endosperm. Anderseits bildet Holmgren (1919) bei *E. cfr. annuus* nur freie Endospermkerne ab. Nach Tahara (1921) ist *E. annuus* apogam; die Pollen sind ungleich groß, jedes Pollenkorn enthält nur einen Kern. Die somatischen Teilungen zeigen 26 Chromosomen, die Endospermteilungen 52. *E. linifolius* hat zahlreiche Antipoden mit einem bis mehreren Kernen. *E. dubius* besitzt neun Chromosomen in der Haploidzahl. Bei der Embryosackentwicklung verlaufen die zwei ersten Teilungen normal, bilden aber keine Zellwände. Alle Kerne finden zum Embryosack Verwendung, der 16 oder mehr Kerne enthält. *E. dubius* und *E. linifolius* sind normal sexuell.

E. glabellus. Nach Carano (1921) ist das Archespor vielzellig. Die meisten Embryosackmutterzellen bilden vier Tetradenkerne, aber nur zwei (also zweikernige) Tochterzellen. Mehrere dieser zweikernigen Zellen können sich zu Embryosäcken entwickeln. Es bilden sich gewöhnlich zwei Antipodenzellen, von denen die obere zweikernig und die untere einkernig, aber zu einem langen Schlauche ausgebildet ist. Im Vierkernstadium kann die Teilung der beiden chalazalen Kerne unterbleiben, diese degenerieren dann, und es entstehen (manchmal mehrere) vierkernige Embryosäcke.

Die Haploidzahl ist 9.

E. Karwinskianus var. *mucronatus*. Diese Art ist nach Carano teilweise apogam. Die Mikrosporogenese der apogamen Pflanzen zeigt einige Unregelmäßigkeiten (Karyomeren, sechs Pollen aus einer Pollenmutterzelle). Bei den apogamen Pflanzen folgt die Embryosackbildung dem *Lilium*-Typus, bei den normalen Pflanzen werden vier Makrosporenkerne gebildet, die aber nicht durch Wände abgegrenzt werden. Der mikropylare Kern bildet den Embryosack, während die drei unteren degenerieren, oder aber alle Kerne nehmen an der Bildung des Embryosackes teil, dann gibt der obere Makrosporenkern durch zweimalige Teilung Eizelle, Synergiden und oberen Polkern, während die anderen Makrosporen den unteren Polkern und zahlreiche Antipoden liefern.

Die Haploidzahl ist 18.

Chrysocoma Coma aurea. Es findet nach Dahlgren (1920) Antipodenvermehrung statt.

Conyza ambigua. Guignard (1882) gibt an, daß sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack entwickele; es finden sich zahlreiche Antipoden. Nach Carano (1915) ist das Endosperm zellular angelegt.

Galatella rigida. Die Antipoden sind vermehrt (Goldflus 1898).

Inuleae.

Antennaria dioica zeigt nach Juel (1898 und 1900) einen für eine *Composite* normalen Entwicklungsgang. Die Embryosackmutterzelle bildet vier Tetradenzellen aus, deren innerste zum Embryosack wird. Die haploide Chromosomenzahl ist 12—14. Die Antipodenzellen teilen sich wiederholt und bilden einen parenchymatischen Gewebekörper.

Im reifen Stadium enthält *A. dioica* immer nur einen großen Endospermkern. Die Befruchtung findet in normaler Weise statt. Der Eikern und Endospermkern teilen sich nur nach stattgehabter Befruchtung.

Ganz andere Verhältnisse finden sich nach Juel (1898 und 1900) bei *A. alpina*. Die Embryosackmutterzelle bildet keine Tetraden, sondern entwickelt sich direkt zur Embryosackzelle. Eine Reduktionsteilung findet nicht statt. Die Chromosomenzahl beträgt etwa 45—50.

Die Antipoden bilden ein ausgedehntes Antipodialgewebe; eine Verschmelzung der beiden Polkerne tritt nicht ein. Befruchtung findet nicht statt. Trotzdem entwickelt sich die Eizelle unbehindert weiter. Sie wächst in die Länge und dringt mit ihrer Spitze gegen die Mitte des Embryosackes vor. Die beiden Synergiden zeigen beginnende Auflösung. Die Polkerne sind jetzt voneinander getrennt und sind bedeutend größer geworden und bereiten sich zur Kernteilung vor. Die Embryobildung findet also auf apogamem Wege statt.

Männliche Stöcke sind außerordentlich selten; ihre Staubbeutel sind, wenn nicht steril, doch nur in sehr geringem Grade fertil.

Aus den diploiden Eiern von *A. alpina* entwickeln sich stets nur wieder weibliche Nachkommen.

A. plantaginifolia. Von Greene (1898) wird mitgeteilt, diese Art sei parthenogenetisch, doch liegen genaue zytologische Untersuchungen bisher nicht vor.

A. fallax und *A. neodioica*. Von Leavitt und Spalding (1905) wird Parthenogenesis angegeben, auch halten diese Autoren bei *A. canadensis* und *A. Parlinii* das Bestehen von Parthenogenesis für wahrscheinlich.

Gnaphalium supinum, *Gn. silvaticum* und *Gn. uliginosum*. Hier liegen Untersuchungen von Schiller (1907) vor. Von den vier Tetradenzellen entwickelt sich die innerste zum Embryosack.

Die drei Antipodenzellen wachsen rasch heran, während ihre Kerne kaum oder nur minimal mitwachsen; sie gehen alsbald neue Teilungen ein, die einen parenchymatischen Gewebekörper bilden; die Bildung desselben geht von der untersten Antipodenzelle aus, die sich teilt, und dieser Teilung folgen rasch andere, sowohl bei dieser als auch bei den anderen, so daß nicht selten noch vor der Verschmelzung der beiden Polkerne der antipodiale Gewebekörper fertig ist.

Der Pollenschlauch wächst in der Nähe des Gefäßbündels zwischen langgestreckten Zellen in den Fruchtknoten herab, tritt hier in die Mikropyle ein, so daß er nur in dieser einen Hohlraum passiert.

Die Spermakerne sind wurmförmig, der mit der Eizelle verschmelzende ist dicker und länger als der andere. Parthenogenetische Fortpflanzung findet nicht statt.

Dahlgren (1920) gibt für *Gn. undulatum* die Bildung des Endosperms nach dem zellularen Typus an, und zwar gibt die erste Teilung stets eine

Längswand. Die Antipodenvermehrung ist auf der beigegebenen Abbildung zu ersehen.

Helichrysum angustifolium besitzt nach einer Abbildung von Dahlgren (1920) viele Antipoden.

Adenocaulon bicolor Hook. Dreikernige Pollen, eine Embryosackmutterzelle, innere Makrospore zum Embryosack (Ayres 1915).

Heliantheae.

Nach Ishikawa (1916) haben die *Heliantheen* nicht, wie Winge angibt, 8 oder ein Vielfaches von 8 an Chromosomen, sondern 18 (*Xanthium*), 15 (*Wedelia*), 12 (*Zinnia*), 17 (*Helianthus*).

Xanthium spinosum bildet nach Dahlgren (1920) das Endosperm anscheinend nach dem zellularen Typus.

Silphium. Von Merrell (1900) wurde die Entwicklung von *S. integrifolium* Michx., *S. trifoliatum*, *S. therebinthinaceum* B., *S. laciniatum* L. und *S. perfoliatum* beschrieben; kurz darauf berichtete Land (1900) über die Befruchtung von *Silphium*. Die chalazale Makrospore bildet den Embryosack.

Bemerkenswert ist die Lage der Antipoden in einer Längsreihe, ferner die Vermehrung der zuerst angelegten drei Antipoden. In einigen Antipodenzellen kommt es zu amitotischen Teilungen.

Die Pollenkörner sind dreikernig. Wichtig ist die spermatozoenähnliche Form der beiden Spermakerne, wie sie bisher eigentlich nur bei den Monokotylen beobachtet wurde.

Zu erwähnen ist endlich noch das Vorkommen einer Nuzelluskappe an der Mikropyle. Die Spermakerne sind bei der Kopulation spiralförmig.

Die Haploidchromosomenzahl von *S. integrifolium* ist nach Merrell und Land 8. Auch für *S. laciniatum* und *S. therebinthinaceum* fand Land 16 Chromosomen in der diploiden Generation.

Merrell beschreibt bereits das Vorkommen eines kernreichen Plasmas in einem bestimmten, allerdings sehr kurz dauernden Stadium zwischen den jungen Pollen. Diese Befunde wurden von Tischler (1915) an *S. laciniatum* bestätigt, doch handelte es sich hier nicht um echte Periplasmodienbildung, da vor allem die Kerne bereits in Degeneration sich befinden. Immerhin könnte *Silphium* ungefähr mit *Sparganium* verglichen werden.

Über die Endospermbildung sagt Land nur: „Nach der Verschmelzung mit der männlichen Zelle teilt sich der Endospermkern schnell, und bald ist der Embryosack mit einer Menge von Kernen gefüllt." Er bildet um die Spindeln des zweiten Teilungsschrittes des Endospermkerns Plasmaansammlungen ab, doch scheint eine Zellwandbildung nicht sofort zu erfolgen, so daß die Endospermbildung nach dem nuklearen Typus erfolgt.

Die Befruchtung von *Rudbeckia*, *Spilanthes* und *Guizotia* wird von Guignard (1900) beschrieben.

Helianthus annus. Nach Hegelmaier (1889) entwickelt sich die chalazale der vier Makrosporen zum Embryosack. Ferner beschreibt er die Entwicklung des Tapetums des Integumentes.

Die Befruchtung wurde von Nawaschin (1900) und von Guignard (1900) beschrieben. Die beiden Spermakerne sind spermatozoenähnlich (Nawaschin 1909). Sie stellen nämlich korkzieherförmig gedrehte Fäden oder vielmehr spiralig gewundene Bänder

dar. Das Endosperm wird nach Dahlgren (1924) zuerst nuklear angelegt. Die haploide Chromosomenzahl beträgt nach Boenicke (1911) etwa 16, nach Tahara (1915) und Prozina (1924) 17. Zwei der diploiden Chromosomen besitzen je einen kleinen Trabanten. Die Wirkung der anaeroben Kultur auf die Kerne von Keimlingen beschreibt Nabokich (1904).

Dahlia coronata. Ishikawa (1911) gibt 16 haploide Chromosomen an.

Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *D. coronata* schildert Palm (1915). Bei der Entwicklung dehnt sich die Embryosackmutterzelle bis zu ihrer doppelten Länge aus, ehe die erste Teilung ansetzt. Durch diese Teilung entstehen zwei ungleich große Tochterzellen, weil die Spindel im oberen Teil der Embryosackmutterzelle liegt. Bei der homöotypischen Teilung nimmt die Spindel in der unteren Dyadenzelle wiederum dieselbe Lage ein, so daß die unterste der vier Makrosporen bereits bei ihrer Anlage die größte ist. Diese chalazale Makrospore wird zum Embryosack. Die Embryosackentwicklung ist normal. Von den Antipoden sind der Regel nach drei vorhanden, aber zuweilen unterbleibt die Wandbildung zwischen den beiden oberen Antipodenkernen. Eine weitere Kernteilung der Antipoden findet meistens nicht statt; erfolgt sie aber doch, so geschieht dies meistens nur in einer oder zwei. Das Endosperm bildet einen Wandbelag mit freien Kernen.

Bemerkenswert ist die Ausbildung der inneren Schicht des inneren Integuments als Tapetum, dessen Kerne sich vergrößern und deutliche Prochromosomen besitzen.

Endlich bildet sich bereits in den jüngsten Entwicklungsstadien des Embryosackes an der Chalaza ein Zellkomplex aus drei bis fünf Zellen mit großen Kernen, der vielleicht vor der Ausbildung der Antipoden eine diesen entsprechende ernährungsphysiologische Rolle spielt.

D. variabilis, *D. gracilis* (?) und *D. Juarezii* besitzen nach Ishikawa (1911) die Haploidchromosomenzahl 32. In der Metaphase und Anaphase der homöotypischen Teilung der 32chromosomigen Arten findet eine Paarung der Chromosomen statt. Ishikawa schließt, daß *Dahlien* mit der Diploidchromosomenzahl 64 tetraploide Kerne besitzen. Ferner meint er, daß der Formenreichtum der *Compositen* mit der Amplitude der Chromosomenzahl in Verbindung stehe.

D. Merkii Lehm. Die Antipoden werden von Hegelmaier (1889) beschrieben, zwei durch Querwände im Hintergrund des weitbauchigen Embryosackes abgeschiedene Zellen bilden einen nur kurzen und schmalen Anhang an jenen.

D. Merkii besitzt nach Elfving (1878) dreikernige Pollenkörner.

Das Endosperm wird nach Dahlgren (1924) nach dem nuklearen Typus angelegt.

D. gracilis. Goldflus (1898) gibt über die Antipoden an, daß sie der Zahl nach drei und entweder zwei- oder mehrkernig seien. Ferner seien sie in zwei Etagen angeordnet und eine nähme die obere, die beiden anderen die untere Etage in Anspruch.

Bidens tripartitus. Die basale Makrospore bildet den Embryosack (Dahlgren 1920). Im reifen Embryosack befinden sich zwei Antipodenzellen, von denen die obere zweikernig ist. Diese vermehrt die Anzahl ihrer Kerne und vergrößert sich sehr, während die untere degeneriert. Bei *B. leucanthus* bleiben dagegen beide Antipodenzellen erhalten.

Bei *Cosmidium Burridgeanum* hort. = *Thelesperma filifolium* (Nutt.) A. Gr. ist nach T ä c k h o l m (1916) der Embryosack von einer sehr kräftigen Mantelschicht oder Integumenttapete umgeben. Sein Vorderteil mit den Synergiden dringt in die Mikropyle schnabelförmig vor. Im Achtkernstadium hat er zwei durch Querwände abgegrenzte, hintereinanderliegende Antipoden, die vordere hat zwei Kerne, die hintere einen. Später teilen sich diese Kerne ohne Wandbildung, so daß jede Antipode ungefähr vierzig Kerne enthalten kann. Sie können sich dann gewaltig verlängern und sind dabei nicht mehr von der Integumenttapete umhüllt.

Ferner berichtet T ä c k h o l m über das Auftreten zweikerniger Zellen in den den Embryosack umgebenden Geweben.

Galinsoga parviflora. Nach D a h l g r e n (1920) sind die Antipoden oft mehrkernig; einmal wurde nur eine einzige, jedoch mit drei Kernen beobachtet. Das Endosperm ist von Anfang an zellular.

Tagetes signatus. Nach D a h l g r e n (1920) wird die basale Makrospore zum Embryosack. In der Regel finden sich drei Antipoden, die oft mehrkernig werden. Das Endosperm ist von Anfang an zellular; einmal war die erste Wand longitudinal gestellt. In den Antheren findet sich ein echtes Periplasmodium. Die mehrkernigen Tapetenzellen behalten lange ihre parietale Lage bei, und erst, wenn die Wandbildung der Pollenkörner recht weit vorgeschritten ist, findet man sie eine einzige gemeinsame Plasmamasse mit zahlreichen recht chromatinreichen Kernen bildend.

Cotula turbinata. Die Synergiden besitzen einen langausgezogenen Fadenapparat. Das Endosperm wird zellular angelegt (D a h l g r e n 1924).

A n t h e m i d e a e.

Anthemis tinctoria besitzt nach L u n d e g å r d h (1909) die Haploidchromosomenzahl 9.

Nach H o l m g r e n (1915) werden bei der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle keine Zellwände, nicht einmal Zellplatten gebildet. Der mikropylare Kern, der von Anfang an größer ist als die übrigen, stellt den primären Embryosackkern dar. Die drei übrigen Tetradenkerne bleiben in der Chalazagegend liegen, degenerieren aber nur allmählich, so daß sie im fertigen Embryosack unterhalb der Antipoden noch zu erkennen sind.

Cladanthus arabicus. Im Nuzellus finden sich nach D a h l g r e n (1920) eine größere Anzahl von Makrosporenmutterzellen.

Achillea millefolium. L u n d e g å r d h (1909) gibt etwa 24 Haploidchromosomen an. Im Nuzellus bilden sich nach D a h l g r e n viele Makrosporenmutterzellen, desgleichen bei *A. ptarmica.*

Matricaria chamomilla. L u n d e g å r d h (1909) zählte neun Chromosomen im Gametophyten. Nach P a l m (1915) entwickelt sich die chalazale Makrospore zum Embryosack.

M. ambigua hat nach T a h a r a (1916) die Haploidzahl 9.

Chrysanthemum. Nähere Untersuchungen über eine Anzahl *Chrysanthemum*-Arten bringt T a h a r a (1915). Die Zahl der haploiden Chromosomen ist bei den verschiedenen *Chrysanthemum*-Arten nicht gleich. *Chr. japonicum* Mack., *Chr. lavandulaefolium* Mack., *Chr. nipponicum* Franch., *Chr. Marschallii* Aschers., *Chr. coronarium* L. und *Chr. carinatum* Schoub. haben neun Chromosomen in der haploiden Generation. *Chr. leucanthemum* L. hat 18. *Chr. morifolium* Ram. hat 27. *Chr. Decaisneanum* Matsum. hat 36 (?), während *Chr. arcticum* L. 45 Chromosomen hat. Es ist bemerkenswert,

daß die Zahlen 18, 27, 36 und 45 Multipla von 9 sind. Die Größe der Chromosomen bei den einzelnen Arten ist auch verschieden. Im allgemeinen ist die Größe der Chromosomen umgekehrt proportional der Anzahl; aber auch die Größe der Chromosomen bei den Arten mit gleicher Anzahl ist verschieden. So sind z. B. die Chromosomen von *Chr. nipponicum*, *carinatum* und *coronarium* größer als die von *Chr. japonicum*, *lavandulaefolium* und *Marschallii*.

Bemerkenswert ist auch die Art der Tetradenbildung der Pollenmutterzelle. Am Ende der meiotischen Teilungen erscheinen die neuen Teilzellwände in Form von Auswüchsen an der Innenwand der Pollenmutterzelle. Diese Auswüchse setzen sich nach dem Innern zu fort und durchschneiden die Pollenmutterzelle in vier Teile, also Furchungstypus.

In einer neueren Arbeit (1921) kommt T a h a r a auf diese Befunde zurück und gibt noch an, daß der Bastard „*Shasta-Daisy*“ in der heterotypischen Teilung 85 Chromosomen zeigt, und zwar 40 monovalente und 45 bivalente. Die japanischen Gartenvarietäten haben meist 21 haploide Chromosomen.

Chr. nipponicum und *Chr. Decaisneanum* haben nur eine Embryosackmutterzelle in jeder Samenanlage. Bei anderen Arten finden sich zwei oder mehr Embryosackmutterzellen, besonders bei *Chr. Marschallii* kommen fünf bis zehn Embryosackmutterzellen in jeder Samenanlage vor. Die Reduktionsteilung dieser Zellen verläuft normal, ohne Zeichen von Degeneration.

Bei *Chr. leucanthemum* wird nach P a l m (1914) ein zwei- bis mehrzelliges Archespor gebildet. Dasselbe hatte bereits J ö n s s o n (1881) angegeben.

Chr. leucanthemum hat nach G o l d f l u s (1899) zwei bis drei Antipoden, von denen die untere sehr in die Länge gezogen ist und auch den ganzen übrigen Raum in Anspruch nimmt, der von den „*cellules épithéliales*“ begrenzt ist.

W e f e l s c h e i d (1911) fand bei der Untersuchung der Pollenkörner von *Chrysanthemum* ähnliche Bilder, wie sie M e r r e l l bei *Silphium* beschreibt. Die Spermakerne waren als langgestreckte, häufig auch gewundene Gebilde nachzuweisen, und zwar war um diese Chromatinsubstanzen kein Eigenplasma aufzufinden, so daß die aus der Teilung der generativen Zelle hervorgegangenen Elemente nicht mehr als Zellen aufzufassen sind.

Bei *Leucanthemum lacustre* soll sich nach G o l d f l u s (1899) die letzte Antipode zu einer Art Haustorium vergrößern.

Tanacetum vulgare hat nach R o s e n b e r g (1905) die haploide Chromosomenzahl 9. Nach P a l m (1914, 1915) vollzieht sich die Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle ohne Wandbildung. Für die Ausbildung des Embryosackes werden aber nur die beiden mikropylaren Kerne in Anspruch genommen. Die beiden chalazalen Kerne erleiden nur eine Teilung, wodurch eine Reihe von vier nackten Zellen unterhalb des fertigen Embryosackes gebildet wird. Ausnahmsweise können aber alle vier Makrosporen gleichzeitig zwei- oder vierkernig werden, so daß unter den Antipoden bis zu acht Kernen liegen können.

Pyrethrum. Bei *P. parthenifolium* var. *aureum* resultiert nach P a l m (1915) die Tetradenteilung in der Bildung einer vierkernigen Zelle, hier wird die ganze Tetrade zum Aufbau des Embryosackes verwendet. Dieser zeigt 16 Kerne, ehe die Zellbildung eintritt. Im oberen Teil ist der fertige Embryo-

sack normal achtkernig, an diesen schließen sich aber noch vier ihnen ähnliche Zellen an, und zu unterst liegt ein länglicher ungeteilter Abschnitt mit vier Kernen. Dieser Fall kann jedoch auch als ein aus zwei Makrosporen gebildeter normaler Embryosack aufgefaßt werden, unter welchem zwei zum Vierkernstadium entwickelte Makrosporen gelagert sind.

Bei *Pyrethrum corymbosum* kann nach Palm (1915) die Anzahl der Archesporzellen bis auf 16 steigen, alle entwickeln Tetraden, jedoch nur Kerntetraden, da die Wandbildung ausbleibt.

Bei *P. balsaminatum* wird nach Palm (1914) ein zwei- bis mehrzelliges Archespor gebildet.

Senecioneae.

Fast stets ist das Archespor einzellig. Der Nuzellus besteht außer dieser Archesporzelle aus einer einschichtigen Epidermis. Die Archesporzelle wird direkt ohne Abgabe einer Deckzelle zur Embryosackmutterzelle.

Bei nur wenigen Arten kommt es unzweifelhaft vereinzelte Male vor, daß sich eine andere Makrospore als die chalazale zum Embryosack entwickelt. Dies wurde von Afzelius (1924) als sehr seltene Ausnahme bei *Senecio Heritieri*, *S. discifolius*, *S. nebrodensis*, *S. subalpinus*, *Crassocephalum rubens*, *Culcitium reflexum* und *Emilia sagittata* gefunden und auch bei einigen anderen Arten, wie *Cineraria lobata*, *Ligularia tangutica*, *S. abrotanifolius* und *S. vulgaris*, wurden Stadien gesehen, wo eine der oberen Makrosporen größer war als die basale. Trotzdem beobachtet man, daß die obere, größere Makrospore später gewöhnlich degeneriert, während sich die untere, kleinere weiterentwickelt.

Bemerkenswert erscheint die Ausbildung von Zellplatten in der Anaphase des dritten Teilungsschrittes im Embryosack mit Hinsicht darauf, daß eine solche Zellplattenanlage von manchen Autoren für ein Kennzeichen von Makrosporenkernen angesehen wird, eine Ansicht, die durch solche Befunde widerlegt wird. Von besonderer Wichtigkeit ist nun die Ausbildung der Antipoden, bei denen sich verschiedene Typen unterscheiden lassen. So können die drei Antipodenkerne eine einkernige und eine zweikernige Antipode liefern, so daß wir also in solchen Fällen nur zwei Antipoden finden, bei denen nachher weitere Kernteilungen stattfinden können. In manchen Fällen vergrößert sich die untere Antipode bedeutend und stellt dann ein Antipodenhaustorium dar. In anderen Fällen bildet sich aus den drei ursprünglichen Antipoden ein großer Komplex von Antipodenzellen, der in vielen Fällen eine größere Zahl von Kernen zeigt. In solchen mehrkernigen Antipoden finden häufig Kernverschmelzungen statt; auch scheinen Chromosomenvermehrungen, die vielleicht in ähnlicher Weise wie bei den chalazalen Kernen im Embryosack von *Lilium* zustande kommen, aufzutreten. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellularen Typus.

Die Grundzahl der Chromosomen ist 5. Bei der Gattung *Senecio* besitzt die Sektion *Annui* die Haploidzahl 5 und 10, die Subsektion *Obejacoideae* die Haploidzahl 10, die Subsektion *Obejaceae* die Haploidzahl 20, ebenfalls die Sektion *Jacobaea* die Haploidzahl 20. Desgleichen die Sektion *Crociseris* und die Sektion *Ecalyculati*. *Senecio Roberti-Friesii* hat die Haploidzahl etwa 90.

Die niedrigsten Chromosomenzahlen, 5 und 10, sind bisher nur in altweltlichen Arten gefunden worden, die gleichzeitig Embryosäcke mit

wenigzelliger Antipodenregion haben und also als embryologisch und zytologisch primitiv betrachtet werden können. Dagegen haben die wenigen bisher untersuchten amerikanischen *Senecioneae* entweder 20 oder 30 Chromosomen, und einige von ihnen besitzen ziemlich viele Antipodenzellen. Aus Amerika sind also noch keine, wenigstens in zytologischer Hinsicht ursprüngliche Arten bekannt geworden. Selbstverständlich kann man deswegen doch nicht behaupten, daß die *Senecioneae* ihre Urheimat in der Alten Welt hätten. Zu dem Zweck sind noch viel zuwenig Arten, vor allem aus Amerika, untersucht worden.

Tussilago Farfara. Nach Guignard (1882) sind gewöhnlich vier Antipoden entwickelt. Nach Schürhoff (1920) werden jedoch 24 Antipodenkerne gebildet, und zwar entweder 6 vierkernige oder 12 zweikernige Antipoden.

Die Angabe von Schürhoff (1920), daß der Embryosack aus der mikropylaren Makrospore sich entwickle, hält Afzelius (1924) für unrichtig; er deutet den vom ersteren beschriebenen zweikernigen Embryosack mit darunterliegenden drei Makrosporen als die zwei Polkerne und die drei Antipoden eines reifen Embryosackes. Von Langlet (1925) wurde dann festgestellt, daß tatsächlich die chalazale Makrospore den Embryosack bildet. Das Endosperm ist von Beginn an zellular (Dahlgren 1920).

Liatris elegans. Nach Langlet (1925) ist die Haploidzahl 9.

Petasites. Nach Coulter und Chamberlain (1903) kommen nur drei Antipoden vor. Die mikropylare Makrospore bildet nach Guignard (1882) den Embryosack.

Doronicum. Nach Coulter und Chamberlain (1903) kommen nur drei Antipoden vor. Die mikropylare Makrospore bildet nach Guignard (1882) den Embryosack.

Senecio discifolius Oliv. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 5. Antipoden drei, selten bis fünf.

S. elegans L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10.

S. glutinosus Thumb. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10. Antipoden zwei bis drei, einmal vier, ein- oder zweikernig.

S. squalidus L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10. Antipoden zwei bis fünf.

S. gallicus Chaix. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10. Antipoden zwei bis vier, ein- oder zweikernig.

S. aetnensis Jan. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10. Antipoden zwei bis drei.

S. nebrodensis L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10. Antipoden drei, einmal vier, ein- oder zweikernig.

Die Diakinese des Bastards *Senecio nebrodensis* (10 Chromosomen) × *S. viscosus* (20 Chromosomen) verläuft nach dem *Drosera*-Schema. Die univalenten Chromosomen zeigen zum Teil bei der heterotypischen Teilung eine Längsspaltung. Bei der homöotypischen Teilung findet man oft eine Verschmelzung der beiden Spindeln, wie es auch bei *Papaver*-Bastarden beobachtet ist. Es entstehen so diploide Pollenkörner, die aber stets steril sind. Der Embryosack degeneriert im Einkernstadium.

S. palmatus. Antipodenvermehrung (Dahlgren 1920).

S. vernalis W. et K. Nach Afzelius (1924). Haploidzahl 10, Antipoden 2—4.

S. aegyptius L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3.

S. aegyptius L. var. *arabicus* (L.). Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 2—4.

S. silvaticus L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—5.

S. viscosus L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—4.

S. vulgaris L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3.

Von Hegelmaier (1889) wurde Vermehrung der Antipoden bei *S. vulgaris* beobachtet.

Die Entwicklung des Embryosackes von *S. vulgaris* wird von Strasburger (1880) beschrieben. Die Bilder zeigen ganz deutlich die Entwicklung der chalazalen Makrospore zum Embryosack und die Degeneration der mikropylaren drei Makrosporen.

Nach Guignard (1882) sollte sich jedoch der Embryosack aus der mikropylaren Makrospore entwickeln, was nach Afzelius (1924) nicht zutrifft.

Von Sinall (1916) werden einige Anomalien der Samenanlage von *S. vulgaris* L. beschrieben.

Winge (1913) fand, daß von den Makrosporen bei *S. vulgaris* L. und *S. vulgaris* var. *radiatus* die drei inneren degenerieren und die vierte sich zu einem normalen Embryosack entwickelt. Der Kern der drei anderen Makrosporen teilt sich stets in zwei, so daß also die degenerierenden Makrosporen stets das zweikernige Stadium erreichen. Er nahm an, daß die persistierenden Makrosporen ein antipodenähnliches Aussehen bekämen, während die wirklichen Antipoden frühzeitig degenerieren sollten.

In einem Falle entwickelte sich ein abnormer Embryosack direkt aus der Embryosackmutterzelle.

Carano (1915) und Dahlgren (1920) wiesen nach, daß die Angabe von Winge, der Embryosack bilde sich aus der mikropylaren Makrospore, falsch ist und daß die Angaben von Strasburger, daß die chalazale Makrospore den Embryosack bildet, zu Recht besteht. Die Antipoden können sich mehrmals teilen.

Das Endosperm ist von Anfang an zellular.

Nach Carano (1921) bilden sich zwei oder drei vielkernige Antipoden.

S. aureus. Von Mottier (1893) wurde Vermehrung der Antipoden bis zu sechs beobachtet. Die Antipoden liegen im verengerten unteren Teil des Embryosackes, und zwar meistens in einer Reihe übereinander. Gelegentlich sind nur zwei Antipodenzellen ausgebildet, es scheint dann in der einen Zelle eine Kernverschmelzung stattgefunden zu haben. Meistens kommen eine größere Zahl von einkernigen oder mehrkernigen Antipoden vor.

S. Schimperi Sch. Bip. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—6.

S. adonidifolius Lois. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—4.

S. abrotanifolius L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 4—8.

S. praealtus Brt. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3, selten bis 6.

S. foliosus Salzm. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 4—8.

S. jacobaea L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 10 bis mehr.

S. erucifolius L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 20—40.

S. cineraria D. C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 10—20 oder mehr.

S. Fuchsii Gmel. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—5.

S. fluviatilis Wallr. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 4—9.

S. paludosus L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 4. Sehr spärliches Material untersucht.

S. Doria L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—20 oder mehr, einmal nur 2.

S. umbrosus W. et K. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 10—15 oder mehr.

S. cordifolius (Jacq.) D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 6—12.

S. subalpinus Koch. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 5—12.

S. palustris (L.) D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 24, Antipoden 3—6.

S. alpestris D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 23—25, Antipoden 6—12 oder mehr.

S. Heritieri D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 3. Nur junge Embryosäcke untersucht.

S. scandens Buch-Ham var. *incisa* Franch. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10, Antipoden 3—4.

S. humillimus Sch. Bip. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3. Nur spärliches Material vorhanden.

S. patens D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—12.

S. spec. (Bolivia) (Asplund N. 241). Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20.

S. spec. (Bolivia) (Asplund N. 264). Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20.

S. clivicolus Wedd. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl ± 20. Antipoden 10—15.

S. Petasites D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 3—5.

S. aff. *mikanioides* Hoffmann („*angulatus*" Haage und Schmidt). Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30.

S. Roberti-Friesii. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl ± 90. Antipoden 2—3, einmal 4.

Arnica montana L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 18 (?), Antipoden 2.

Cacalia suaveolens L. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3—4.

C. reniformis Muhl. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 25, Antipoden 3, ein- oder zweikernig.

Cineraria lobata L'Hér. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 3.

Crassocephalum rubens (Juss.) Moore. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10, Antipoden 3. In einem Falle fanden sich statt der vier Makrosporen fünf gleichartige Zellen, von denen Afzelius die unterste als chalazale Nuzelluszelle deutet. Er vermutet, daß sich diese akzessorische Zelle zum Embryosack entwickle, was für eine Aposporie des Embryosackes sprechen würde, wie das von Rosenberg (1907) bei *Hieracium excellens* beschrieben wurde.

Cr. crepidioides (Benth.) Moore. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 20, Antipoden 2—3, ein- und zweikernig.

Culcitium reflexum H. B. K. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl ± 20, Antipoden 10—12.

Emilia sagittata (Vahl.) D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 5. Antipoden 3 bis selten 4.

E. sonchifolia (L.) D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 5, Antipoden 3—4.

E. amplexicaulis Baker. Von Palm (1915) als *E. sagittata* bezeichnet, nach Afzelius (1924) jedoch die obige Art. Zeigt nach Palm (1915) große Variabilität in bezug auf die Makrosporenkeimung, öfters wird eine der beiden oberen zum Embryosack, die übrigen können sich dann aber auch mehr oder weniger weit entwickeln. Es zeigte sich aus der Literatur, daß die Fälle, wo der Embryosack nicht aus der untersten Makrospore hervorgeht, oft mit dem Vorhandensein eines vielzelligen Archespors verknüpft sind.

Gynoxys Hallii Hieron. Nach Afzelius (1924) 3—4 Antipoden.

Gynura aurantiaca D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10, Antipoden 3, selten 6—8.

Ligularia tangutica Maxim. Nach Afzelius Haploidzahl 30, Antipoden 3—5.

L. Veitchiana Hemsl. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 3—4, einmal viele. Nur wenige Embryosäcke beobachtet.

L. Wilsoniana Hemsl. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 4—8; nur wenige Embryosäcke untersucht.

L. macrophylla D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 29, Antipoden 10—20.

L. sibirica Cass. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 29 oder 30, Antipoden 15 oder mehr.

L. sibirica Cass. var. *speciosa* D.C. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 15—20 oder mehr.

L. clivorum Maxim. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 15—20 oder mehr.

L. japonica Less. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 30, Antipoden 15—20 oder mehr.

Othonna carnosa Less. Nach Afzelius (1924) Haploidzahl 10, Antipoden 3; die basale wächst zu einem großen Antipodenhaustorium aus, das sich tief in die Chalaza hinein erstreckt.

Calenduleae.

Dimorphotheca pluviatilis. Die Synergiden sind sehr lang; das Endosperm wird nuklear angelegt (Dahlgren 1924).

Calendula. Die Arten dieser Gattung unterscheiden sich vor allen andern *Compositen* durch den Besitz eines Haustoriums im mikropylaren

Ende der Samenanlage. Dieses wurde zuerst von Tulasne (1855) beschrieben, der es als eine stark vergrößerte Suspensorzelle deutete. Hofmeister (1858) und Billings (1901) nehmen an, daß es von einer Synergide gebildet wird. Dahlgren (1920) fand dieses Haustorium bei *C. arvensis*, *C. microcephala*, *C. officinalis* und *C. tripterocarpa*, kann aber über die Entstehungsweise nichts Bestimmtes angeben. Was das Haustorium besonders bemerkenswert macht, ist seine große Plasmaarmut, welche dieses Haustorium so stark von den meisten anderen unterscheidet.

Das Haustorium wird nach Dahlgren (1924) tatsächlich von den Synergiden gebildet.

Das Endosperm entsteht nach Hofmeister (1858) und Billings (1901) durch freie Zellbildung. Der Nuzellusgrund bleibt selbst in Samenanlagen mit verhältnismäßig weit vorgeschrittener Embryobildung erhalten. Nach Carano (1915) entsteht das Endosperm bei *C. arvensis* nach dem zellularen Typus. Ebenso gibt Dahlgren (1924) für *Calendula* zellulare Endospermbildung an.

C. officinalis. Lundegårdh (1909) gibt die Zahl der Chromosomen im Gametophyten mit 14 an, während Rosenberg (1904) bei *Cal. spec.* 16 zählte. Nach Guignard (1882) entwickelt sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack.

Cynareae.

Ursinia anthemoides. Es wird ein Synergidenhaustorium gebildet; das Endosperm wird nuklear angelegt (Dahlgren 1924).

Silybum marianum. Endosperm nuklear (Dahlgren 1924).

Cirsium arachnoideum. Endosperm nuklear (Dahlgren 1924).

Carduus cernuus. Endosperm nuklear (Dahlgren 1924).

Arctium tomentosum. Endosperm nuklear (Dahlgren 1924).

Echinops Ritro, *E. exaltatum.* Endosperm zellular (?) (Dahlgren 1924).

Centaurea montana. Strasburger (1884) fand dreikernige Pollenkörner.

C. Scabiosa, *C. glostifolia.* Das Endosperm wird nach Dahlgren (1924) nuklear angelegt.

Mutisieae.

Mutisia Candolleana. Endosperm nuklear (Dahlgren 1924).

Cichorieae.

Cichorium intybus bildet nach Dahlgren (1920) vier Makrosporen, deren unterste den Embryosack bildet.

Reichardia tingitana. Die Antipoden sind nach Dahlgren (1920) wenig andauernd. Das Endosperm ist zellular.

Lapsana (= *Lampsana*) *communis.* Nach Dahlgren (1920) werden vier Makrosporen gebildet. Die Antipoden sind oft mehrkernig.

Crepis tectorum hat nach Juel (1905) die haploide Chromosomenzahl 4, *Cr. virens* besitzt nach Rosenberg (1909) und Digby (1914) nur 3. Von den drei Chromosomen ist eines wesentlich größer und eines recht klein, das dritte nimmt eine Mittelstellung ein. Rosenberg spricht die Vermutung aus, daß das lange Chromosom zwei Chromosomen von *Cr. tectorum* entspräche. Gewisse bei der Pollenbildung zutage tretende Erscheinungen sollen darauf hindeuten, daß das lange Chromosom vielleicht

als eine Art „Sammelchromosom" aufzufassen ist. In der Synapsis verlaufen nach Rosenberg die Kernfäden paarweise einander parallel und verschmelzen schließlich, was als Konjugation von je zwei ganzen somatischen Chromosomen aufzufassen sei, eine Umbiegung der Spiremfäden zur Bildung der Doppelchromosomen findet nicht statt. Die Anzahl der Prochromosomen in somatischen Kernen beträgt sechs.

Nawaschin (1920) untersuchte die 3-, 4- und 5chromosomigen *Crepis*-Arten, nämlich: *Crepis alpina*, *Dioscoridis*, *grandiflora*, *Marschallii*, *parviflora*, *pulcherrima*, *rhoeadifolia*, *rubra*, *tectorum* und *virens*. Dieselben homologischen Typen und Formen der Chromosomen treten in den Chromosomensätzen aller untersuchten Arten hervor, sie lassen sich besonders nach ihrer Gestalt und Gliederung morphologisch sicher bestimmen; alle Chromosomen desselben haploiden Satzes sind voneinander wesentlich verschieden. Es wurden zwei Chromosomentypen festgestellt: Typus A, dem alle zweischenkligen und Typus D, dem die trabantenführenden Chromosomen angehören. Der Typus A ist durch vier verwandte Chromosomenformen repräsentiert, der Typus D aber nur mit einer einzigen Form vertreten. Der Gedanke, daß die Chromosomenverhältnisse bei der Gattung *Crepis* durch Vervielfältigung einiger Chromosomen des 3 chromosomigen Satzes entstünden, muß als ganz verfehlt angesehen werden; vielmehr lassen sich die Chromosomenverhältnisse durch Bastardierungen im Naturzustande erklären. Im Chromosomensatze von *Crepis virens* (= *capillaris*) fehlt das B-Chromosom (eine Form des A-Typus) gänzlich, welches allen übrigen Arten eigen ist. Dieser „Verlust" wird von keinen merklichen Defekten in der Organisation dieser Art begleitet, was in scharfem Gegensatze zur modernen Chromosomentheorie zu stehen scheint.

Cr. setosa (Haploidzahl 4) × *capillaris* (Haploidzahl 3). Die sieben Chromosomen bleiben nach Collins und Mann (1923) in der Diakinese ungepaart und verteilen sich nach dem Zufall auf die Pole. Bei Rückkreuzung mit *Cr. setosa* fanden sich die Diploidzahlen 10, 8 und 7. Die Pflanzen mit der Diploidzahl 8 glichen *Cr. setosa*, die mit der Diploidzahl 7 der F_1-Generation des obigen Bastards, die mit der Diploidzahl 10 hatten noch nicht geblüht.

Cr. setosa (Haploidzahl 4) × *biennis* (Haploidzahl 20). Diploidzahl von $F_1 = 24$. Bei der Reduktionsteilung fanden sich 10 Doppelgemini, die also von *Cr. biennis* stammten, außerdem mehrere univalente Chromosomen. Die Affinität zwischen den 20 *biennis*-Chromosomen war also größer als zwischen denen der beiden Arten. Hieraus läßt sich vielleicht schließen, daß *Cr. biennis* (Diploidzahl 40) eine oktoploide Form der Grundzahl 5 ist.

Rückkreuzungen von *Cr. setosa* × *biennis* mit *biennis* gelingen leicht. Zwei Individuen von ihnen wurden bisher zytologisch untersucht; sie hatten 32 Chromosomen, von denen die Mutter 10 *biennis* und 2 *setosa* und der Vater 20 *biennis* gegeben hatte. Die *setosa* können bei den allotypen Mitosen ausgemerzt werden, und es würde so eine *biennis*-Rasse mit $20 + 10 = 15$ Chromosomen in der nächsten Generation resultieren.

Cr. japonica hat nach Tahara acht Chromosomen in der haploiden Generation.

Cr. taraxacifolia hat die Haploidchromosomenzahl 4 (Digby 1914), *Cr. lanceolata* var. *platyphyllos* 5 (Tahara und Ishikawa 1911). Bei *Cr. biennis* ist nach Digby (1914) die Chromosomenzahl sehr hoch, nach Rosenberg 1920 ist sie 21.

In einer weiteren Arbeit berichtet Rosenberg (1918) über Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Die Chromosomengröße lieferte den Schlüssel zum Verständnis der Arten mit drei und fünf Chromosomen. *Cr. tectorum* (mit vier Chromosomen) besitzt ein großes, ein mittellanges und zwei kleine Chromosomen, *Cr. virens* und *Cr. Reuteriana* (mit drei Chromosomen) ein großes, ein mittellanges und ein kurzes und endlich *Cr. rubra* und *multicaulis* (mit fünf Chromosomen) ein großes, ein mittellanges und drei kleine.

Bei *Cr. Reuteriana* aber fand Rosenberg in etwa 30 % der Fälle, daß anstatt zwei Kernen mit je drei Chromosomen einer mit vier und einer mit zwei gebildet wird, also daß das eine kleine Chromosom zum anderen Pol geht. Ist das bei den Spezies mit vier Chromosomen, die anscheinend besonders häufig sind, in ähnlicher Weise der Fall, so resultieren Sexualzellen mit drei und fünf Chromosomen. Und wenn gar zwei solcher verschmelzen, hätten wir eine neue Art mit veränderter Chromosomenzahl.

Ferner gibt Rosenberg für *Cr. tectorum* und *Cr. Reuteriana* genaue Chromosomenmessungen (am besten waren die Anaphasen der homöotypischen Teilung dafür geeignet), aus denen hervorgeht, daß die kleinen Chromosomen untereinander homolog sein könnten. Das nämliche dürfte auch für die Arten mit fünf Chromosomen gelten.

Die Arten mit 8, 16 und 20 Chromosomen dürften sich durch Bastardierung aus solchen mit vier Grundchromosomen ableiten lassen.

Babcock (1924) fand bei 20 *Crepis*-Arten folgende Diploidzahlen: 6, 8, 10, 12, 16, 18, 40. *Cr. capillaris* (L.) Walln. besitzt drei verschieden lange Chromosomenpaare, *Cr. setosa* vier Paare, von denen das kürzeste und längste leicht von *capillaris*-Chromosomen unterschieden werden können; nicht aber die beiden Paare von mittlerer Länge. Bei *Cr. biennis* sind alle 40 Chromosomen gleich groß und können kaum von anderen unterschieden werden mit Ausnahme des langen Paares von *Cr. setosa*. Es wurden auch mehrere Kreuzungen ausgeführt, bei denen Arten mit verschiedener Chromosomenzahl entstehen können.

Bei *Cr. blattarioides* wurden von Dahlgren (1920) vier Makrosporen gefunden. Sowohl bei dieser Art wie bei *Cr. virens* und *Cr. dioscoridis* wurden mehrkernige Antipoden beobachtet, so z. B. bei *Cr. blattarioides* wenigstens 10 Antipoden in einem Embryosack.

Die allerersten Endospermstadien wurden von Dahlgren nicht gefunden, doch sah er bei *Cr. blattarioides* ein zellulares Endosperm so frühzeitig, daß wenigstens bei dieser Art ein früheres nukleares Stadium nicht anzunehmen ist. Anderseits bildet Nawaschin (1915) einen Embryosack von *Cr. virens* mit zwei Endospermkernen in Teilung ab, deren beide Spindeln frei im Plasma des Embryosackes liegen. Nach der ersten Kernteilung scheint folglich keine Zellteilung eingetreten zu sein. Eine Nachuntersuchung dürfte wünschenswert sein.

Gleichwie bei der Hauptart finden sich nach Dahlgren (1920) auch bei der großwachsenden *Cr. virens* f. *agrestis* W. K. drei haploide Chromosomen.

Nach Schnarf (1919) findet bei *Cr. biennis* zellulare Endospermbildung statt.

Rosenberg (1920) beschreibt eine *Gigas*-Mutante von *Cr. Reuteriana* mit 12 Chromosomen (Diploidzahl), deren Größenverhältnisse erkennen lassen, daß der Chromosomensatz zweimal vertreten ist. Auch

beobachtete er bei *Cr. Reuteriana* oft eine „Quersegmentierung" des mittelgroßen Chromosoms und „Trabantenbildung", die aber seiner Ansicht nach von ganz anderer Natur ist als die Quersegmentierung.

Nach Taylor (1925) sind die vier Chromosomen von *Cr. setosa* untereinander verschieden. Ein Chromosom hat einen vorzüglich ausgebildeten Trabanten. *Cr. capillaris* (= *virens*) hat drei verschiedene Chromosomen, hiervon besitzt das kleinste einen Trabanten.

Hieracium. Nachdem bekannt war, daß bei *Hieracium*-Arten aus den Untergattungen *Pilosella* und *Archieracium* auch nach Kastration reichliche Fruchtbildung erfolgt, wurde von Kirchner (1904) bei *H. aurantiacum* und von Murbeck (1904) bei *H. grandidens*, *serratifrons* und *colophyllum* nachgewiesen, daß in allen Fällen der Embryo aus den Eizellen hervorging.

Nach den Untersuchungen von Rosenberg (1906, 1907) besitzt die diploide Generation von *H. flagellare* 42, die von *H. excellens* 30—35 Chromosomen. Der Nuzellus besteht nur aus einer einzigen Zelle, der Archesporzelle, mit umgrenzender Epidermis. Die Embryosackmutterzelle macht in den meisten Fällen eine normale Tetradenteilung durch, wobei die Chromosomenzahl 21 bei *H. flagellare* und 14 bei *H. excellens* auftritt. Es findet also in den weitaus meisten Fällen eine Reduktion der Chromosomen statt. Hieraus erklärt sich, daß *H. excellens* mit Pollen anderer *Hieracien* Bastarde bildet; der eigene Pollen gelangt nicht mehr zur Entwicklung.

In sehr seltenen Fällen teilt sich die Embryosackmutterzelle nur einmal, und eine dieser Tochterzellen entwickelt sich zum Embryosack. Wahrscheinlich erfolgt hier eine apogame Entwicklung des Embryos.

Im allgemeinen findet aber die Apogamie in einer ganz anderen, und zwar einzig dastehenden Weise statt. Gleichzeitig mit oder oft schon vor der Tetradenteilung sieht man eine Zelle an der Basis des Nuzellus oder noch tiefer in der Chalazaregion, die sich vergrößert hat und sich durch einen abweichenden Inhalt von den angrenzenden Zellen unterscheidet. Der Kern ist viel größer und der Plasmainhalt ziemlich reichlich. Diese Zelle wird zum Embryosack und verdrängt die ursprüngliche Makrosporentetrade. In dem auf diese Weise angelegten Embryosack werden Antipoden, Synergiden und Eizelle ganz normal ausgebildet; die Polkerne wandern zueinander und legen sich aneinander, um später zu verschmelzen. Später wächst die Eizelle dieses so gebildeten Embryosackes weiter, teilt sich und bildet in gewöhnlicher Weise den Embryo ohne Befruchtung.

In gleicher Weise verhält sich *H. aurantiacum.*

Ein derartiges Verhalten ist als Aposporie zu bezeichnen, da eine Zelle außerhalb des Sporangiums, ohne Vermittlung von Sporen, zu einem Embryosack heranwächst.

Bei *H. auricula* und *H. venosum* ist nach Rosenberg (1907) die Embryosackbildung ganz normal und infolgedessen auch Befruchtung zur Embryobildung notwendig.

H. auricula besitzt in der haploiden Generation fünf lange und vier kurze Chromosomen, während *H. venosum* nur sieben Gemini von sehr verschiedener Größe besitzt.

In der Entwicklung der Pollenkörner von *H. excellens* treten ähnliche Störungen auf, wie sie von Rosenberg schon für *Rosa* beschrieben sind, also vor allem das Auftreten von einwertigen Chromosomen in der Kern-

platte und nachfolgende Karyomerenbildung, ferner Mehrkernigkeit der Pollenmutterzellen an Stelle der Mikrosporenbildung.

H. umbellatum. Juel (1905) zählte neun haploide Chromosomen.

H. flagellare. Hier scheint sich typische Pollenbildung zu vollziehen. Die Haploidzahl ist 21.

Bei der aposporischen Entwicklung der Embryosäcke kommen verschiedene Unregelmäßigkeiten vor. So werden z. B. häufig ein aposporischer und ein normaler Embryosack in derselben Samenanlage beobachtet, oder der typische Embryosack wird von dem Endosperm des nicht zur Entwicklung gekommenen aposporischen Embryosackes eingeschlossen. Auch wurde die Entwicklung eines Embryos in der Antipodengegend in einem aposporischen Embryosack beobachtet, so daß dieser Embryo wahrscheinlich aus einer Antipodenzelle entstanden ist.

Hieracium. Nach Rosenberg (1917) existiert in der Sektion *Pilosella* Aposporie und normale Pollenentwicklung mit Reduktionsteilung und Geminibildung, in der Sektion *Archieracium* aber Ooapogamie bzw. somatische Parthenogenese und eine allmähliche Ausschaltung der Reduktion, also ein Übergang von Haploidie zur Diploidie. Viele von den Systematikern als „gute" Arten unterschiedene Spezies muß man zytologisch als Bastarde erklären. So zeigte z. B. ein aus Lyon stammendes, scheinbar reines *H. auricula* neun Gemini und neun ungepaarte Chromosomen. Das würde dafür sprechen, daß der eine Elter 18 Chromosomen hatte, also tetraploid war. Bei der Teilung der Embryosackmutterzelle zeigen *H. aurantiacum, excellens* und *Pilosella* Unregelmäßigkeiten, *H. auricula* aber hat reguläre Reduktionsmitosen und ist daher zytologisch eine „gute" Art. *H. excellens* ist ein Bastard aus ungleichchromosomigen, *H. aurantiacum* und *Pilosella* aus gleichchromosomigen Eltern. Bei *Archieracium* gibt es Arten mit 36 Chromosomen (= tetraploid); folgende sind triploid, somatisch 27 Chromosomen besitzend: *H. laevigatum, boreale, pseudoillyricum* und *lacerum.* Diese letzteren vier Arten verdanken ihre Entstehung einer Bastardierung von haploiden und diploiden Sexualzellen. Bei *H. lacerum* und *laevigatum* haben die zuletzt sich teilenden Pollenmutterzellen wieder eine teilweise Geminibildung.

Über die Endospermentwicklung bei *Hieracium* berichtet Murbeck (1904), daß zuerst ein nukleares Endosperm gebildet werde. Dahlgren (1920) glaubt jedoch, daß auch hier das Endosperm von Anfang an zellular sei und verweist auf Rosenbergs (1907, S. 161, Abb. XI A) Abbildung eines aposporischen Embryosackes von *H. flagellare*, in der sechs in einer Reihe liegende Endospermzellen gezeichnet sind.

Schnarf (1919) beobachtete bei *H. aurantiacum*, daß die Endospermbildung nach dem zellularen Typus erfolgt.

Taraxacum. Untersuchungen über *Taraxacum vulgare* (Lam.) Raunk., das reichlichen, obgleich offenbar größtenteils untauglichen Pollen produziert und *T. speciosum* Raunk., in dessen Staubbeutelröhre sich gar kein Pollen vorfindet, wurden von Murbeck (1904) angestellt. Die Antipoden sind sehr winzig und degenerieren bald. Die Polkerne verschmelzen. Die Eizelle entwickelt sich auf apogamem Wege zum Embryo. In gleicher Weise dürften sämtliche anderen *Taraxacum*-Arten, die keimfähige Samen ohne Befruchtung hervorbringen, sich apogamisch vermehren.

Die Makrosporenentwicklung verläuft nach Juel (1904, 1905) bei *T. officinale* so, daß die Embryosackmutterzelle sich nur einmal teilt; von

den so entstandenen Tochterzellen wird die basale direkt zur Makrospore, innerhalb deren bei ihrer Keimung ein normal ausgebildeter Gametophyt sich entwickelt. Der Kern der Embryosackmutterzelle macht die Prophasen der heterotypischen Teilung sogar bis zur Diakinese durch, um erst dann in die homöotypische überzugehen. Die Kerne des Embryosackes dieser *Taraxacum*-Arten haben nach Juel (1904 und 1905) die diploide Chromosomenzahl. Diese Zahl betrug etwa 26, während die haploide Zahl, die er bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen fand, 12 oder 13 war.

Von Schwere (1896) wird das Vorkommen von Synergidenembryonen angegeben. Es wurden stets nur drei Antipoden gefunden entgegen den Angaben Hegelmaiers, der vier oder fünf beobachtet haben will.

Nach Schkorbatow (1912) treten im Embryosack von *T. officinale* folgende Anomalien auf: amitotische Kernteilung, helmartige Form eines Polkerns, ungewohnte Lage der Spindel des sich ohne Befruchtung teilenden Eikerns. In den bald resorbierten Endospermzellen sieht man auch oft eine solche Teilung, was die Entstehung von vielkernigen Zellen zur Folge hat. Das gleiche sieht man auch während der Teilungen des rasch wachsenden Keimes, wobei alle Kerne außer einem resorbiert werden, so daß die Zellen wieder einkernig werden. Bei der Metaphase der ersten Teilung im Embryosack zeigen die Chromosomen verschiedene charakteristische Gestalt, aber sie ordnen sich selten nach dem Schema der Reduktionsteilung an.

T. confertum. Rosenberg (1909) fand das Vorkommen einer typischen Tetradenteilung im Embryosack, das Auftreten der Reduktionsteilung und als haploide Chromosomenzahl 8, als diploide 16.

T. erythrospermum besitzt nach Stork (1920) die Haploidzahl 13—15.

T. platycarpum. Osawa (1913) gibt die Haploidchromosomenzahl 8 an.

T. albidum besitzt nach Osawa (1913) 36—40 diploide Chromosomen.

Kastriert man Blüten von *T. platycarpum*, so bilden sich keine Samen, wohl aber bei *T. albidum*. *T. platycarpum* zeigt normale Pollen, *T. albidum* aber Unregelmäßigkeiten bei der Pollenbildung. *T. platycarpum* zeigt in der Embryosackmutterzelle die allotypischen Teilungen und bildet Tetraden, von denen die an der Chalaza liegende zum Embryosack wird. Bei *T. albidum* werden nur zwei Makrosporen gebildet. Die Kernvolumina der Pollenmutterzellen verschiedener Arten von *Taraxacum* sind ihrer Chromosomenzahl fast genau proportional.

Während die Mikrosporenentwicklung von *T. officinale* normal zu verlaufen scheint, enthalten die fertigen Staubbeutel z. B. von *T. decipiens*, *T. Ostenfeldii*, *T. paludosum*, *T. speciosum* u. a. überhaupt keinen Pollen mehr.

Über die Zahl der Antipodenzellen bei der Gattung *Taraxacum* liegen verschiedene Mitteilungen vor. Hegelmaier (1880) gibt die Zahl zu 4—5 an, Schwere (1896) fand die Normalzahl 3, und Coulter und Chamberlain (1903) wieder führen an, es seien in ihren Instituten bei *Taraxacum* oft mehr als drei Antipoden beobachtet worden.

Nach Schwere (1896), Murbeck (1904) und Schkorbatow (1911) ist das Endosperm zuerst nuklear. Doch fand Dahlgren bei *T. arcticum* ein vierzelliges Endosperm vor.

T. laevigatum. Nach Lears (1922) unterscheiden sich die Reifungsstadien von den früher beschriebenen anderer Arten hauptsächlich dadurch,

daß sie einen gespaltenen Chromatinfaden zeigen, von dem sich 26 univalente Chromosomen abgliedern. Dann kann die Entwicklung nach vier Abarten weitergehen: 1. fast typische Reduktionsteilung, End-to-end-Paarung der univalenten Chromosomen; 2. eine Dyadenteilung (Ameiosis); 3. unregelmäßige Chromosomenkopulationen; 4. Amitosen.

Leontodon autumnalis L. Schon Nawaschin (1916) hatte auf die Trabantenchromosomen bei dieser Pflanze aufmerksam gemacht. Zwei Chromosomen hatten besonders charakteristische Anhängsel und ließen sich dadurch leicht von den anderen unterscheiden. Es stellte sich ferner heraus, daß die Trabanten ungleich groß sind; daraus muß geschlossen werden, daß die Chromosomen, denen sie anhaften (Autochromosomen) nicht Komponenten eines Paares sind, sondern aus verschiedenen Chromosomenpaaren stammen; also besitzt der Kern eine asymmetrische Struktur. Diese Befunde wurden von K. Meyer (1925) für die somatischen Kerne bestätigt. Bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen werden sechs typische Gemini gefunden ohne Trabanten. Die Tetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus, und zwar nach dem Furchungsschema.

Die Tapetenzellen werden durch Mitose zwei- bis achtkernig. Durch Störung dieser Teilungen können die Kerne tetra-, hexa- und oktoploid werden. Die Wände der Tapetenschicht werden zur Zeit der Tetradenbildung der Mikrosporen gänzlich aufgelöst, doch vereinigen sich die Zellen nicht zu einem gemeinsamen Periplasmodium, sondern behalten ihre Individualität bis zum Ende.

Jedenfalls ist zu sagen, daß die Periplasmodienbildung bei den *Compositen* noch auf relativ primitiver Stufe steht.

Chondrilla juncea. Die Chromosomenzahl wurde von Rosenberg (1913) zu 14—16 in der diploiden Generation ermittelt. Die heterotypische Kernteilung in den Pollenmutterzellen verläuft in der Regel ganz abnorm. Eine Chromosomenreduktion findet nicht statt. Gewöhnlich werden nur zwei Pollenzellen ausgebildet; Tetraden sind sehr selten. Die Embryosackmutterzelle teilt sich ohne Chromosomenreduktion in zwei Zellen, von denen die innere zum Embryosack wird. Es liegt also somatische Parthenogenesis vor. Das Endosperm ist nach Dahlgren (1920) von Anfang an zellular.

Lactuca. Ishikawa (1916) fand für verschiedene *Lactuca*-Arten als Haploidzahlen 5, 8, 7, 9, 12, 11, 24.

Ishikawa (1921) stellte Untersuchungen an 15 Arten und fünf Varietäten an; er konnte nach Größe, Zahl und Form der Chromosomen fünf Gruppen unterscheiden, die den von Nakai aufgeführten vier Gruppen (*Lactuca*, *Crepidiastrum*, *Paraixeris* und *Ixeris*) entsprechen. *Ixeris* umfaßt dabei Ishikawas vierte und fünfte Gruppe.

Lactuca muralis und *L. scariola.* Nach Dahlgren (1910) werden vier Makrosporen gebildet, von denen in der Regel die basale die übrigen verdrängt. Ausnahmsweise können mehrere Makrosporen Tendenz zur fortgesetzten Entwicklung zeigen. Die Antipoden degenerieren schnell; im fertigen Embryosack sind sie schon zerstört. Die Mikropyle ist sehr weit und wie bei andern *Cichorieen* mit Haarbildungen versehen. Das Endosperm ist von Anfang an zellular, die erste Zellwand wird eine Querwand. Unmittelbar nach der ersten Teilung setzen neue Zellteilungen ein, welche in der Regel zuerst in die Längsrichtung des Embryosackes fallen. Der obere Teil der Eizelle wird zu einer verhältnismäßig großen Suspensorzelle.

Die Pollenbildung von *L. sativa* wird von Gates und Rees (1921) beschrieben. Manche Tapetenzellen ließen schöne Übergänge in der Entwicklung nach einem Archespor hin erkennen. Auch fand sich häufig eine Synapsis ein, wirkliche Reduktionsteilung wurde in den Tapetenzellen jedoch niemals gefunden.

In der Diakinese traten neun Chromosomen zutage, davon waren drei besonders lang, drei intermediär und drei ziemlich klein. Gelegentlich fanden sich auch acht oder zehn Chromosomen vor. Am sonderbarsten war die Beobachtung, daß in der Metaphase der heterotypen Spindel in 50 % aller Fälle an Stelle der neuen Chromosomen nur sieben oder acht zu sehen waren. Es handelt sich hier um Zusammenkleben von mehreren zu einer scheinbaren Einheit. In den somatischen Teilungen wurden derartige Verklebungen nie gesehen.

L. scariola und *L. muralis* verhalten sich nach Gates und Rees (1921) in der Pollenentwicklung wie *L. sativa*.

Sonchus oleraceus. Die Haploidzahl beträgt nach Ishikawa (1911) 16.

Tragopogon. Eichler (1906) stellte bei *Tragopogon orientalis* doppelte Befruchtung fest.

Im Gegensatz zu den polymorphen Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* handelt es sich bei *Tragopogon* um eine Spezies, die durch relativ große Konstanz innerhalb ihrer Formen ausgezeichnet ist.

Der Pollenschlauch dringt geschlossen bis knapp unterhalb des sekundären Embryosackkernes vor, um erst hier die beiden männlichen Kerne zu entlassen. Die Spermakerne zeigen eine wurmförmige Gestalt, ohne schraubig gewunden zu sein. Der Pollenschlauch verläuft von der Narbe bis zum Eintritt in die Mikropyle längs des Gefäßbündels innerhalb des Gewebes.

Zwischen den obersten Epithelzellen, d. h. den angrenzenden Zellen des Integumentes und den Antipoden kommen konstant zwei oder mehrere Zellen vor, welche sich durch ihre Struktur sowohl von den Epithelzellen wie auch von den Antipoden wesentlich unterscheiden. Diese Zellen sind langgestreckt, parallel zur Längsrichtung der Antipoden und zwischen dem Epithel und den Antipoden gleichsam eingekeilt. Von den sie umgebenden Elementen heben sie sich umso deutlicher ab, da sie keinen Farbstoff aufnehmen und einen um vieles kleineren Zellkern besitzen als die angrenzenden Antipoden. Gewöhnlich zeigt jede dieser Zellen nur einen kleinen Kern, oft findet man aber auch zwei, selbst drei Kerne. Es erscheint mir klar, daß es sich bei diesen von Eichler beschriebenen Zellen um die übrigen drei Makrosporen handelt, worauf insbesondere auch die gelegentliche Mehrkernigkeit hinweist. Bereits Guignard (1882) gibt auch an, daß sich die mikropylare Makrospore zum Embryosack entwickelt.

Die Synergiden werden durch den Eintritt des Pollenschlauches nicht zerstört und bleiben oft sehr lange erhalten. Bei *Tragopogon* finden sich drei Antipoden nur in wenigen Fällen wurden vier gefunden.

Dahlgren (1920) hält die „reduzierten Embryosackmutterzellen" Eichlers für Reste des Nuzellusgrundes. Die Endospermbildung dürfte von Anfang an zellular sein.

Für *Tr. pratense* gibt Beer (1912) sechs haploide Chromosomen an, Ishikawa (1911) dagegen sieben. Aus der Pollenmutterzelle entwickeln sich nach Beer (1921) gelegentlich bis zu neun Pollenkörner.

Eichler (1906) stellte fest, daß bei kastrierten und dann von der Fremdbestäubung abgeschlossenen Individuen von *Tragopogon pratense*, zum Teil auch bei *Tr. orientalis* relativ spät, meist kurze Zeit vor dem Zugrundegehen des ganzen Köpfchens, der sekundäre Embryosackkern sich teilte und wie bei den normalen Blüten Endosperm bildete, das dann bald den ganzen Embryosack erfüllte. Synergiden und Antipoden waren zu dieser Zeit schon ganz abgestorben, und die Eizelle begann zu degenerieren.

Hegelmaier (1889) gibt für *Tr. flococcus* an, daß hier die Antipodengruppe zu einem Gewebekörper von sieben bis neun Zellen entwickelt ist.

Literaturverzeichnis.

A

Abele, K. 1923. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Piperaceen Peperomia Verschaffeltii Lem. und P. metallica (L.) Linden et Prodigas. Latoijas Univers. Raksti Act. Univ. Latricus Bd. 8.

— 1924. Untersuchungen an Gametophyten von Peperomia incana. Bot. Archiv Bd. 7.

Acqua, C. J. 1891. Contribuzione alla connoscenza della cellula vegetale. Malpighia Bd. 5.

— 1910. Sulla formazione della parete e sull' accrescimento in masse di plasma prive di nucleo. Ann. di Bot. Bd. 8.

— 1912. L'azione dell' uranio sulla cellula vegetale. Arch. Farmacol. sperim. e Sc. affini Bd. 14.

— 1913. La degenerazione nucleare provocata dall' uranio nella cellula vegetale. Rend. R. Acc. d. Lincei Bd. 22.

Afzelius, K. 1916. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svenska bot. Tidskr. Bd. 10.

— 1918. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gloriosa. Acta Horti Bergiani Bd. 6.

— 1920. Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der Aponogetonaceae. Svenska bot. Tidskr. Bd. 14.

— 1922. Embryosackentwicklung und Chromosomenzahl bei einigen Plantanthera-Arten. Svenska bot. Tidskr. Bd. 16.

— 1924. Embryologische und zytologische Studien in Senecio und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani Bd. 8.

Akermann, A. 1915. Studien über fadenförmige Protoplasmastrukturen in den Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und Konfiguration des Protoplasma. Lunds Univ. Årskr. Bd. 12.

Albada, B. L. van. 1915. Eene mechanische beschouwing van de celdeeling. Rotterdam.

Albanese, M. 1904. Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauches und abnormaler Embryosackentwicklung bei Sibbaldia procumbens. Sitz.-Ber. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 113, Abt. 1.

Allen, Ch. E. 1901. On the origin and nature of the middle lamella. Bot. Gazette Bd. 32.

— 1902. Spindle formation in the pollenmothercells of Larix. Science Bd. 15.

— 1903. The early stages of spindle-formation in the pollenmothercells of Larix. Ann. of Bot. Bd. 17.

— 1904. Chromosome reduction in Lilium canadense. Bot. Gazette Bd. 37.

— 1905. Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.

— 1905. Nuclear division in the pollenmothercells of Lilium canadense. Ann. of Bot. Bd. 19.

Allen, J. M. 1924. The cytology of Matthiola incana with reference to the genetics of certain cultivated varieties. New Phytol. Bd. 23.

Anderson, Fl. 1922. The development of the flower and embryogeny of Martynia louisiana. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 49.

Andrews, F. M. 1895. Development of the embryosac of Jeffersonia diphylla. Bot. Gazette Bd. 20.

— 1901. Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 11.

— 1902. Über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38.

Andrews, F. M. 1905. The effect of gases on nuclear division. Ann. of Bot. Bd. 19.
— 1910. Development of the embryosac of Hybanthus concolor. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 37.
— 1915. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56.
— 1918. Studies on pollen. Proc. Ind. Ac. Sc.
d'Angremond, A. P. 1912. Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 30.
— 1914. Parthenokarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora Bd. 107 (Diss. Zürich).
Arber, A. 1914. The structure and development of the adventitious roots of Stratiotes aloides L. Proc. Cambridge phil. Soc. Bd. 17.
— 1914. On root development in Stratiotes aloides L. with special reference to the occurence of amitosis in an embryonic tissue. Proc. Cambridge phil. Soc. Bd. 17.
— 1920. Studies on the binucleate phase in the plant cell. Journ. Roy. Micr. Soc.
Areschoug, F. W. C. 1894. Det fanerogama embryots nutrition. Lunds Univ. Årskr. Bd. 30.
Armand, L. 1912. Fécondation et développement de l'embryon chez les Lobéliacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 155.
— 1913. Les phénomènes cinétiques de la prophase hétérotypique chez le Lobélia Erinus. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 156.
— 1921. Les phénomènes nucléaires de la cinèse hétérotypique chez le Lobélia urens et chez quelques Campanulacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 172.
Arnoldi, W. 1899. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. I. Die Entwicklung des Endosperms bei Sequoia sempervirens. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou Bd. 13.
— 1899. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. II. Über die Corpuscula und Pollenschläuche bei Sequoia sempervirens. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou Bd. 13.
— 1900. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. III. Embryogenie von Cephalotaxus Fortunei. Flora Bd. 87.
— 1900. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. IV. Was sind die „Keimbläschen" oder Hofmeister-Körperchen in der Eizelle der Abietineen? Flora Bd. 87.
— 1900. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaceen. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou Bd. 14.
— 1903. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. VI. Über den Bau der Zellkerne im Embryo von Ginkgo biloba. Ann. de l'Inst. agron. et forest. à Nowo-Alexandria Bd. 16.
— 1903. Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. VII. Die Embryobildung bei Ginkgo biloba. Ann. de l'Inst. agron. et forest. à Nowo-Alexandria Bd. 16.
— 1911. Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Bull. Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg Bd. 14.
— 1912. Zur Embryologie einiger Euphorbiaceen. Trav. Mus. bot. Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg Bd. 9.
Artopoeus, A. 1903. Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceen. Flora Bd. 92.
Arzenberger, E. G. 1910. The fungous root-tubercles of Ceanothus americanus, Elaeagnus argentea and Myrica cerifera. Rep. Missouri Bot. Gard. Bd. 21.
Asplund, E. 1920. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. K. Svenska vetenskap. Handl. Bd. 61.
Atkinson, G. F. 1899. Studies on reduction in plants. Bot. Gazette Bd. 28.
— 1901. On the homologies and probable origin of the embryosac. Science N. S. Bd. 13.
Ayres, J. A. 1915. Flower of Adenocaulon bicolor. Bot. Gazette Bd. 59.

B

Babcock, E. B. 1924. Species hybrids in Crepis and their bearing on evolution. Am. Naturalist Bd. 58.
Babcock, E. B. and Collins, J. L. 1922. A case of duplicate genes in Crepis capillaris (L.) Wallr. Science Bd. 56.

Baccarini, P. 1907. I fenomeni cariocinetici nelle piante ed i loro rapporti colle dotrine filogenetiche. N. Giorn. bot. ital. Bd. 14.
— 1908. Sul cinesi vegetative del Cynomorium coccineum L. N. Giorn. bot. ital. Bd. 15.
Bagliss, J. M. 1912. Note on some nuclei found in grasses. New Phytologist Bd. 11.
Bailey, J. W. 1919. Phenomena of cell division in the cambium of arborescent gymnosperms and their cytological significance. Proc. of the nat. Ac. of Sciences U. S. A. Bd. 5.
— 1920. The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. Proc. of the nat. Ac. of Sciences U. S. A. Bd. 6.
— 1920. The significance of the cambium in the study of certain pysiological problems. Journ. Gen. Phys. Bd. 2.
— 1920. The cambium and its derivate tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. Am. Journ. of Bot. Bd. 7.
Balbiani et Henneguy. 1896. Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 123.
Balicka-Iwanowska, G. 1899. Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains gamopétales. Flora Bd. 86.
Ballantine, A. J. 1909. A preliminary note on the embryosac of Protea lepidocarpon R. Br. Ann. of Bot. Bd. 23.
Balls, W. L. 1905. The cytology of Cotton. New Phytol. Bd. 4.
— 1906. The sexuality of cotton. Yearbook Khediv. agric. Soc. Cairo.
— 1910. The mechanism of nuclear division. Ann. of Bot. Bd. 24.
Bally, W. 1912. Chromosomenzahlen bei Triticum- und Aegilopsarten. Ein zytologischer Beitrag zum Weizenproblem. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 30.
— 1916. Zwei Fälle von Polyembryonie und Parthenokarpie. Verhandl. der Schweizer Naturf. Ges. Jahrg. 98.
— 1919. Die Godronschen Bastarde zwischen Aegilops- und Triticum-Arten. Vererbung und Zytologie. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 20.
Bannier, J. B. 1923. Untersuchungen über die apogame Fortpflanzung bei Erophila verna. Réc. trav. bot. néerl. Bd. 20.
Baranetzky, J. 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeitung Bd. 38.
Baranow, P. 1915. Die Entwicklung des Embryosackes bei Spiranthes australis und Serapias pseudocordigera. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou Bd. 29.
— 1925. Das Verhalten des Nukleolus von Galtonia candicans während der Reduktionsteilung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Barnes, Chr. R. 1885. The process of fertilization in Campanula americana L. Bot. Gazette Bd. 10.
Bartlett, H. H. 1915. The mutations of Oenothera stenomeres. Am. Journ. of Botany Bd. 2.
— 1915. The experimentel studies of genetic relationships. Am. Journ. of Botany Bd. 2.
— 1916. Anomalous endosperms and the problem of bud sports. Bot. Gazette Bd. 62.
Bateson, W. and Gairdner, A. E. 1921. Male-sterility in flax, subject to two types of segregation. Journ. of Genetics Bd. 11.
Bauch, K. 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und physiologischen Anatomie der Palmenblüte. Diss. Berlin.
Bauer, E. 1924. Über Förderung der Zellteilung mittels der Verminderung der Oberflächenspannung des umgebenden Mediums. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickl. Bd. 101.
Baur, E. 1912. Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei Melandrium album. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 8.
— 1922. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 5. u. 6. Aufl. Berlin.
Bayliss, J. S. 1902. Note on some nuclei found in grasses. New Phytol. Bd. 11.
Becker, K. E. 1920. Untersuchungen über die Ursache der Sterilität bei einigen Pomaceen. Diss. Halle.
Becquerel, P. 1909. Sur la fécondation de la fleur du Pavot. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 148.
Beer, R. 1899. On the multinuclear cells of some grasses. Natur. Science Bd. 15.
— 1905. On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 19.
— 1907. The supernumerary pollen-grains of Fuchsia. Ann. of Bot. Bd. 21.

Beer, R. 1911. Studies in spore development. Ann. of Bot. Bd. 25.
— 1912. On the structure and division of the nuclei in Compositae. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus Fuchsia. Journ. of Genetics Bd. 2.
Beer, R. and Arber, A. 1915. On the occurence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. Ann. of Bot. Bd. 29.
— — 1919. On the occurence of multinucleate cells in vegetative tissues. Proc. Roy. Soc. Bd. 91.
Beghtel, F. E. 1925. The embryogeny of Pastinaca sativa. Am. Journ. of Bot. Bd. 12.
Belajeff, Wl. 1891. Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 9.
— 1892. Über die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria.
— 1893. Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen II. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 11.
— 1894. Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora Bd. 79.
— 1897. Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 15.
— 1898. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Phanerogamen und den Kryptogamen im Lichte der neuesten Forschungen. Biol. Zentralbl. Bd. 18.
— 1898 Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkernes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 16.
Bělař, K. 1925. Der Chromosomenbestand der Melandriumzwitter. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 39.
Belling, J. 1921. The behaviour of homologous chromosomes in a triploid Canna. Proc. Nat. Ac. Sc. Washington Bd. 7.
— 1921 On counting chromosomes in pollenmothercells. Am. Naturalist Bd. 55.
— 1924. Detachement (elimination) of chromosomes in Cypripedium acaule. Bot. Gazette Bd. 78.
— 1925. The attraction between homologous chromosomes. Nature Bd. 116.
Belling, J. and Blakeslee, A. F. 1922. The assortment of chromosomes in triploid Daturas. Am. Naturalist Bd. 56.
— — 1923. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid Daturas. Proc. nat. Ac. Sc. Bd. 9.
Benson, J. 1894. Contributions to the embryology of the Amentiferae I. Trans. Linn. Soc. London, 2. Serie, Bd. 3.
Benson, M. and Sanday, E. 1903. Contributions to the embryology of the Amentiferae II. Carpinus Betulus. Linn. Soc. of London meet.
Benson, M., Sanday, E. and Berridge, E. 1906. Contribution to the embryology of the Amentiferae II. Carpinus Betulus. Trans. Linn. Soc. Bd. 7.
Berg, O. 1898. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Erlangen.
Berghs, J. 1904. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'Allium fistulosum et de Lilium lancifolium (speciosum). La Cellule Bd. 21.
— 1904. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'Allium fistulosum. La Cellule Bd. 21.
— 1904. La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de Convallaria majalis. La Cellule Bd. 22.
— 1905. Le fuseau hétérotypique du Paris quadrifolia. La Cellule Bd. 22.
— 1905. La microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum et Helleborus foetidus. La Cellule Bd. 22.
Bernard, Ch. 1900. Recherches sur les sphères attractives de Lilium candidum, Helosis guyanensis etc.
— 1902. Sur l'embryogénie de Cytinus hypocistis et autres plantes parasites. Arch. Sc. phys. et nat. Genève.
— 1903. Sur l'embryogénie des quelques plantes parasites. Journ. de Bot. Bd. 17.
— 1905. Quelques remarques à propos des centres cinétiques. Journ. de Bot. Bd. 19.

Bernard, Ch. und Ernst, A. 1909. Embryologie von Thismia javanica J. J. S. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 8.
— — 1911. Beiträge zur Embryologie von Thismia clandestina Mig. und Thismia Versteegii. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 9.
Bernimoulin 1884. Note sur la division des noyaux dans le Tradescantia virginica. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique Bd. 1.
Berridge, E. M. 1907. The origin of triple fusion. A suggestion. New Phytol. Bd. 6.
— 1909. Fertilization in Ephedra altissima. Ann. of Bot. Bd. 23.
Berridge, E. M. and Sanday, E. 1907. Oogenesis and embryogeny in Ephedra distachya. New Phytol. Bd. 6.
Bessey, E. A. 1901. Notes on the spermatozoids of Ginkgo. Science Bd. 13.
Billings, F. H. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora Bd. 88.
— 1903. Chalazogamy in Carya olivaeformis. Bot. Gazette Bd. 35.
— 1904. A study of Tillandsia usneoides. Bot. Gazette Bd. 38.
— 1909. The nutrition of the embryosac and embryo in certain Labiatae. Kansas Univ. Science Bull. Bd. 5.
Biourge. 1892. Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. La Cellule Bd. 8.
Blackburn, K. B. 1923. Sex chromosomes in plants. Nature Bd. 112.
Blackburn, K. B. and Harrison, J. W. H. 1921. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of Bot. Bd. 35.
— — 1924. A preliminary account of the chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae. Ann. of Bot. Bd. 38.
— — 1924. Genetical and cytological studies in hybrid roses I. The origin of a fertile hexaploid form in the Pimpinellifoliae-Villosae crosses. Brit. Journ. of exp. Biol. Bd. 1.
Blackman, V. H. 1898. On the cytological features of fertilization and related phenomena in Pinus sylvestris L. Phil. Trans. Roy. Soc. Bot. Bd. 190.
— 1904. On the relation of fertilization, „Apogamy“ and „Parthenogenesis“. New Phytol. Bd. 3.
— 1911. On the vermiform male nuclei of Lilium. Rep. Brit. Ass. Advanc. of Sc. Sheffield Bd. 81.
Blackman, V. H. and Welsford, E. G. 1913. Fertilization in Lilium. Ann. of Bot. Bd. 27.
Blakeslee, A. F. 1921. Types of mutation and their possible significance in evolution. Am. Naturalist Bd. 55.
— 1921. The Globe, a simple trisomic mutant in Datura. Proc. Nat. Ac. Sc. Washington Bd. 7.
— 1922. Variation in Datura, due to changes in chromosome number. Am. Naturalist Bd. 56.
Blakeslee, A. F., Belling, J., Farnham, M. E., Bergner, A. D. 1922. A haploid mutant in the Jimson weed, „Datura Stramonium“. Science Bd. 55.
Blakeslee, A. F., Belling, J. and Farnham, M. E. 1923. Inheritance in tetraploid Daturas. Bot. Gazette Bd. 76.
Blaringhem, L. 1909. La parthénogénèse des plantes supérieures. Bull. scient. de la France et de la Belgique Bd. 43.
— 1913. Phénomènes de xénie chez le blé. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 156.
— 1913. Influence du pollen visible sur l'organisme maternel; découverte de la xénie chez le blé. Bull. Soc. Bot. France Bd. 60.
— 1921. Variations et fertilité de l'hybride Primula variabilis Goupil comparées à celles de ses parents Pr. vulgaris Huds. et Pr. officinalis Scop. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 172.
— 1921. Recherches sur les hybrides de Linum (Linum usitatissimum L.). Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 173.
— 1921. Sur le pollen du Linum et la dégénérescence des variétés cultivées pour la fibre. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 172.
Blazek, J. 1902. Über den Einfluß der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung. Abh. d. Böhm. Akad. Bd. 11.
Bleier, H. 1925. Chromosomenzahlen und Kernvolumina in der Gattung Trifolium. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 43.
— 1925. Chromosomenstudien bei der Gattung Trifolium. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.

Bley, F. 1925. Zur Embryologie von Laurembergia javanica (Miq.) Schindler. Diss. Zürich.
Bliss, M. C. 1912. A contribution to the life history of Viola. Ann. of Bot. Bd. 26.
Blodgett, F. H. 1914. Development of the embryo and the germination in Lemna perpusilla. Science Bd. 39.
Blomfield, J. E. and Schwartz, E. J. 1910. Some observations on the tumours on Veronica chamaedrys caused by Sorosphaera Veronicae. Ann. of Bot. Bd. 24.
Bobilioff-Preisser, W. 1916. Die Zellkernwanderung in den Haarzellen von Cucurbitaceen. Viertelj. der Naturf.-Ges. Zürich Bd. 61.
Boedijn, K. 1920. Die Chromosomen von Oenothera Lamarckiana, mut. simplex. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 24.
— 1924. Die Gigas- und Deuterogigasformen der Oenotheren. Biol. Zentralbl. Bd. 44.
— 1924. Die typische und heterotypische Kernteilung der Oenotheren. Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre Bd. 1.
— 1925. Der Zusammenhang zwischen den Chromosomen und Mutationen bei Oenothera Lamarckiana. Recueil des trav. bot. néerl. Bd. 22.
— 1926. Mehrfache Chromosomenverdopplungen bei Oenothera Lamarckiana. Zeitschr. f. Bot. Bd. 18.
Boenicke, L. v. 1911. Zur Kenntnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
Boewig, H. 1904. The histology and development of Cassytha filiformis L. Contrib. Bot. Lab. Univ. Pennsylvania Bd. 2.
Bohn, P. R. 1925. Sur le sac embryonnaire des Euphorbes. Bull. Soc. bot. de France Bd. 71.
Bolles Lee, A. 1913. La structure des chromosomes et du noyau au repos chez Paris quadrifolia. La Cellule Bd. 28.
— 1920. The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 65.
Bonnet, J. 1911. Recherches sur l'évolution des cellules-nourricières du pollen chez les Angiospermes. Arch. f. Zellf. Bd. 7.
— 1911. Sur les fusions nucléaires sans caractère sexuel. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 152.
— 1912. Sur le groupement par paires des chromosomes dans les noyaux diploïdes. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
Bonnevie, K. 1908. Chromosomenstudien I. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
— 1911. Chromosomenstudien III. Chromatinreifung in Allium cepa (♂). Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.
Bonnier, G. 1905. Remarques sur la comparaison entre les angiospermes et les gymnospermes. Rev. gén. de Bot. Bd. 17.
Böös, G. 1917. Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. Lunds Univ. Årskr. N. F. Bd. 13.
— 1924. Neue embryologische Studien über Alchemilla arvensis (L.) Scop. Bot. Notizen.
Borgenstam, E. 1922. Zur Zytologie der Gattung Syringa nebst Erörterungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. Arch. f. Bot. Bd. 17.
Bouin, M. et Bouin, P. 1898. Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasma de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. Bibliogr. anatom.
— — 1899. Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. Arch. d'Anatom. microsc. Bd. 2.
Braun, A. 1859. Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Abh. Kgl. Ak. d. Wiss. Berlin.
Bremer, G. 1916. Reliquiae Treubianae II. The development of the ovule and embryosac of Pittosporum ramiflorum Zoll and P. timorense Blume. Ann. Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 29.
— 1922. Een cytologisch onderzoek van eenige soorten en soortbastaarden van het geslacht Saccharum. Arch. Suikerindustrie in Nederl.-Indië Bd. 1.
— 1924. De cytologie van het suikerriet. II. Een cytologisch onderzoek van eenige practijkssoorten en hare ouders. Arch. Suikerindustrie in Nederl.-Indië.

Bremer, G. 1924. De cytologie van het suikerriet. III. De Chromosomen bij primitieve vormen van het geslacht Saccharum. Mededeel. Proefst. Java-Suikerindustrie N. 16. Arch. Suikerindustrie Nederl.-Indië Bd. 16.
Brenchley, W. E. 1909. On the strength and development of the grain of wheat (Triticum vulgare). Ann. of Bot. Bd. 23.
Breslawetz, L. 1916. On the number of chromosomes and on the dimension of nucleus of some forms of Antirrhinum. Bull. of appl. Bot. scient. Journ. of the bureau of appl. bot. Petrograd Bd. 9.
Bretzler, E. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Platanus. Bot. Archiv Bd. 7.
Bridges, C. B. 1914. The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and Primula. Am. Naturalist Bd. 48.
— 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics Bd. 1.
Brieger, Fr. 1924. Untersuchungen über den Wundreiz. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 42.
— 1925. Untersuchungen über den Wundreiz II. Die Ätiologie der Thyllen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Brooks, M. A. and Stiles, W. 1910. The structure of Podocarpus spinulosa. Ann. of Bot. Bd. 24.
Brown, W. H. 1908. The nature of the embryosac of Peperomia. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1909. The embryosac of Habenaria. Bot. Gazette Bd. 40.
— 1910. The exchange of material between nucleus and cytoplasm in Peperomia Sintensii. Bot. Gazette Bd. 49.
Brown, W. H. und Sharp, L. W. 1911. The embryosac of Epipactis. Bot. Gazette Bd. 52.
Brown, M. M. 1917. The development of the embryosac and of the embryo in Phaseolus vulgaris. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 44.
Brown, E. D. W. 1919. Apogamy in Camptosorus rhizophyllus. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 46.
Brunzema, D. 1924. Die Entwicklung der Calciumoxalatzellen mit besonderer Berücksichtigung der offizinellen Pflanzen. Diss. Berlin.
Bruyne, C. de 1906. Le sac embryonnaire de Phaseolus vulgaris. Bull. Ac. Roy. de Belgique.
Bruynoghe, R. et Maisin, J. 1925. Action des rayons β et γ du radium sur la pousse des racines de Pisum sativum. Compt. rend. Soc. biol. Bd. 93.
Buchholz, J. T. 1918. Suspensor and early embryo of Pinus. Bot. Gazette Bd. 66.
— 1920. Polyembryony among Abietineae. Bot. Gazette Bd. 69.
Burlingame, L. L. 1908. The staminate cone and male gametophyte of Podocarpus. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1913. The morphology of Araucaria brasiliensis. The staminate cone and male gametophyte. Bot. Gazette Bd. 55.
— 1914. The morphology of Araucaria brasiliensis II. The ovulate cone and female gametophyte. Bot. Gazette Bd. 57.
— 1915. The origin and relationships of Araucarians. Bot. Gazette Bd. 60.
— 1915. The morphology of Araucaria brasiliensis. III. Fertilization, the embryo and the seed. Bot. Gazette Bd. 59.
Burns, G. P. 1900. Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. Flora Bd. 87.
Burr, H. G. 1903. The embryology of Vallisneria spiralis. Ohio Natur. Bd. 3.
Buscalioni, L. 1892. Sulla framentazione nucleare seguita dalla divisione della cellula. Giorn. d. R. Acc. d. med. Torino.
— 1893. Contribuzione allo studio della membrana cellulare. P. III. Genova.
— 1898. Osservazioni e richerche sulla cellula vegetale. Ann. R. Ist. bot. di Roma Bd. 7. Journ. de Bot. Bd. 14.
Byxbee, E. S. 1900. The development of the karyokinetic spindle in the pollen-mothercells of Lavatera. Proc. of the Calif. Ac. of Sc. Bd. 2, III. Ser.

C

Caldwell, Otis W. 1899. On the life history of Lemna minor. Bot. Gazette Bd. 27.
— 1907. Microcycas calocoma. Bot. Gazette Bd. 44.
Camp, G. van. 1923. Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique (Clivia miniata Reg.). La Cellule Bd. 34.

Campbell, D. H. 1889. Monotropa uniflora as a subject for demonstrating the embryosac. Bot. Gazette Bd. 14.
— 1897. The development of the flower and embryo in Liliaea subulata. Ann. of Bot. Bd. 12.
— 1897. A morphological study of Najas and Zannichellia. Proc. Cal. Ac. of Sc. III. ser. Bot., Bd. 1.
— 1898. The development of the flower and embryo in Liliaea subulata. H. B. K. Ann. of Bot. Bd. 12.
— 1899. A peculiar embryosac in Peperomia pellucida. Ann. of Bot. Bd. 13.
— 1899. Die Entwicklung des Embryosackes von Peperomia pellucida Kunth. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 17.
— 1899. Notes on the structure of the embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gazette Bd. 27.
— 1899. Studies on the flower and embryo of Sparganium. Proc. Cal. Ac. Sc. Bd. 1.
— 1900. Studies on the Araceae I. Ann. of Bot. Bd. 14.
— 1901. The Embryosac of Peperomia. Ann. of Bot. Bd. 15.
— 1902. Recent investigations upon the embryosac of angiosperms. Am. Naturalist Bd. 36.
— 1903. Studies on the Araceae II. The embryosac and the embryo of Aglaonema and Spathicarpa. Ann. of Bot. Bd. 17.
— 1905. Studies on the Araceae III. Ann. of Bot. Bd. 19.
— 1908. The embryosac of Pandanus. Preliminary note. Ann. of Bot. Bd. 22.
— 1909. The embryosac of Pandanus. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 36.
— 1910. The embryosac of Pandanus coronatus. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 37.
— 1911. The embryosac of Pandanus. Ann. of Bot. Bd. 25.
— 1912. The embryosac of Aglaonema. The Scottish Bot. Review Bd. 1.
Campin, M. G. 1924. An irregular method of pollenformation in Solandra grandiflora Sw. New Phytol. Bd. 23.
— 1925. Pollen development in Nolana. New Phytol. Bd. 24.
Candolle, A. de. 1905. La parthénogénèse chez les plantes d'après les travaux récents. Arch. d. Sciences phys. et nat. Bd. 19.
Cannon, W. A. 1900. A morphological study of the flower and embryo of the wild oat (Avena fatua L.). Proc. Cal. Ac. III. 1.
— 1902. A cytological basis for the mendelian laws. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 29.
— 1903. Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 30.
— 1903. Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 30.
Carano, E. 1913. Embriologia delle Podostemaceae. Ann. di Bot. Bd. 12.
— 1913. Su particolari anomalie del sacco embrionale di Bellis perennis. Ann. di Bot. Bd. 11.
— 1913. Alcune osservazioni sull' embriogenesi delle Asteraceae. Ann. di Bot. Bd. 11.
— 1915. Ricerche sull' embriogenesi delle Asteraceae. Ann. di Bot. Bd. 13.
— 1915. Sull' embriologia di Senecio vulgaris L. Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 24. Ser. 5.
— 1915. Sull' embriologia di Poinsettia pulcherrima R. Grah. Ann. di Bot. Bd. 13.
— 1920. Studio cito-embryologico sul genere „Erigeron". Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 29.
— 1921. Nuova ricerche sulla embriologia delle Asteraceae. Ann. di Bot. Bd. 15.
Cardiff, J. D. 1906. A study of synapsis and reduction. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 33.
Carothers, J. E. 1907. Development of ovule and female gametophyte in Ginkgo biloba. Bot. Gazette Bd. 43.
Carruthers, D. 1921. The somatic mitosis in Hyacinthus orientalis var. albulus. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15.
Castetter, E. F. 1925. Studies on the comparative cytology of the annual and biennial varieties of Melilotus alba. Am. Journ. of Bot. Bd. 12.
— 1926. Cytological studies in the Cucurbitaceae. I. Microsporogenesis in Cucurbita maxima. Am. Journ. of Bot. Bd. 13.
Cattorini, P. 1914. Intorno all'esistenza delle sfere direttrici o centrosfere nelle cellule del sacco embrionale della Tulipa (Tulipa Gesneriana L., T. Greigi Regel). Atti Istit. Bot. Univ. Pavia, Ser. II, Bd. 13.

Cavara, F. 1896. Ipertrofie ed anomalie nucleari ecc. Riv. path. veget. Bd. 5.
— 1897. Intorno ad alcune strutture nucleari. Atti Ist. bot. Pavia. N. Ser. Bd. 5.
— 1898. Brevi osservazioni alla critica mossa al mio lavoro „Interno ad alcune strutture nucleari" del Sign. Dott. B. Longo colla nota „Esiste cromatolisi nei nuclei vegetali?"
— 1898. Studi sul The. Ricerche intorno allo sviluppo del frutto della Thea chinensis, coltivata nel R. orto Bot. di Pavia. Atti Istit. Bot. Pavia, Ser. II, Bd. 5.
— 1900. Osservazioni morfologiche sulle Gimnosperme. I. Oogenesis nell' Abies pectinata. Bull. Soc. Bot. Ital.
— 1901. Osservazioni morfologische sulle Gimnosperme. II. Eterogenia dell' Ephedra campylopoda. Bull. Soc. bot. Ital.
— 1902. Breve contribuzione alla conoscenza del nucleolo. Bull. d. Soc. bot. ital.
— 1904. Sulla germinazione del polline nella Ephedra. Bollett. dell' Ac. Givenia di scienz. natur. Catania. Bd. 81.
Cavara, F. e Rogasi. 1902. Ricerche sulla fecondazione ed embriogenia dell' Ephedra campylopoda Meyer. Rend. del Congresso bot. di Palermo.
Cavers, F. 1910. Toxic solutions and nuclear division. Knowledge Bd. 7.
— 1911. Male nuclei in flowering plants. Knowledge Bd. 8.
Chamberlain, C. J. 1895. The embryosac of Aster Novae Angliae. Bot. Gazette Bd. 20.
— 1897. Contribution to the life history of Salix. Bot. Gazette 23.
— 1897. Contribution to the life history of Lilium philadelphicum II. The pollen grain. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1897. The pollen grain. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1898. The homology of the blepharoplast. Bot. Gazette Bd. 26.
— 1899. Oogenesis in Pinus Laricio. Bot. Gazette Bd. 27.
— 1906. The ovule and female gametophyte of Dioon. Bot. Gazette Bd. 42.
— 1907. Preliminary note on Ceratozamia. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1909. Spermatogenesis in Dioon edule. Bot. Gazette Bd. 50.
— 1910. Nuclear phenomena of sexual reproduction in gymnosperms. New York.
— 1910. Fertilization and embryogeny in Dioon edule. Bot. Gazette Bd. 50.
— 1912. Morphology of Ceratozamia. Bot. Gazette Bd. 53.
— 1913. Macrozamia Moorei, a connecting link between living and fossil cycads. Bot. Gazette Bd. 55.
— 1916. Stangeria paradoxa. Bot. Gazette Bd. 61.
— 1918. The embryosac of Aster and Solidago. Bot. Gazette Bd. 65.
Chambers, J. R. 1914. Some physical properties of the cell nucleus. Science, N. S. Bd. 40.
— 1915. Microdissection studies on the Germcell. Science, N. S. Bd. 41.
Chambers, R. and Sands, H. C. 1923. A dissection of the chromosomes in the pollenmothercells of Tradescantia virginica L. Journ. Genet. Phys. Bd. 5.
Chauveaud, G. 1892. De la reproduction chez le Domptevenin. Paris. Diss.
— 1892. Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 114.
— 1892. Sur la structure de l'ovule et le développement du sac embryonnaire du Domptevenin. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 114.
Chiarugi, A. 1924. Embriologia delle Cistaceae. R. Acc. naz. d. Lincei Bd. 33 ser. 5.
— 1925. Embriologia delle Cistaceae. Nuovo Giorn. Bot. Ital. Bd. 32.
Chipman, R. H. 1925. A study of synizesis and synapsis in Lilium superbum L. Am. Journ. of Botany Bd. 12.
Chirtoiu, M. 1918. Recherches sur les Lacistémacées et les Symplocacées. Diss. Genf.
Chodat, R. 1903. Possibilité physiologique de la double fécondation sur Parnassia palustris. Bull. de l'herb. Boissier Bd. 3.
— 1906. Sur le centrosome. Bull. de l'herb. Boissier Bd. 6.
— 1906. L'embryogénie de Parnassia palustris. Soc. phys. et de l'hist. nat. Genève Bd. 21.
— 1906. Sur la régulation osmotique pendant la caryocinèse. Bull. de l'herb. Boissier Bd. 6.
— 1913. L'Ophrys Bottowni Chod. est-il une espèce en voie de formation. Bull. Soc. Bot. Genève Bd. 2.
— 1915. A propos des ovaires infères. Bull. Soc. bot. Genève Bd. 7.

Chodat, R. 1924. La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. Compt. rend. Soc. phys. et de l'hist. nat. Genève Bd. 41.
— 1925. Sur le mécanisme de la division cellulaire. Bull. Soc. bot. Genève Bd. 17.
— 1925. La chiasmatypie et la cinèse de maturation dans l'Allium ursinum. Etude de génétique cytologique. Bull. Soc. bot. Genève Bd. 17.
— 1925. Sur la réalité de la chiasmatypie dans la cinèse de maturation de l'Allium ursinum. Compt. rend. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève Bd. 42.
Chodat, R. et Bernard, Ch. 1900. Sur le sac embryonnaire d'Helosis guyanensis. Journ. de Bot. Bd. 14.
Chodat, R. et Nicoloff, Th. 1902. Sac embryonnaire de Juglans regia L. Arch. de Sc. phys. et nat. Genève Bd. 13.
Chodat, R. et von Sprecher, A. 1905. Sur l'origine du sac embryonnaire de Ginkgo biloba. Arch. d. Sc. phys. et nat. Bd. 21.
Christow, M. 1925. Cytologische Studien über die Gattung Nicotiana. Jahrb. Univ. Sofia, Agronom. Fakultät Bd. 3.
Church, M. B. 1916. The development of the embryosac and embryo of Cooperia Drummondii. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 43.
Clark, J. 1904. Beitrag zur Morphologie der Commelinaceae. Flora Bd. 93.
Clausen, J. 1921. Studies on the collective species Viola tricolor L. (Preliminary Notes). Bot. Tidskr. Bd. 37.
— 1922. Studies on the collective species Viola tricolor. II. Bot. Tidskr. Bd. 37.
— 1924. Increase of chromosome numbers in Viola, experimentally induced by crossing. Hereditas Bd. 5.
Clausen, R. E. and Goodspeed, T. H. 1925. Interspecific hybridisation in Nicotiana II. A tetraploid Glutinosa tabacum hybrid. An experimental verification of Winges hypothesis. Genetics Bd. 10.
Cleland, R. E. 1922. The reduction divisions in the pollenmothercells of Oenothera Franciscana. Am. Journ. of Botany Bd. 9.
— 1923. Chromosome arrangements during meiosis in certain Oenotheras. Am. Naturalist Bd. 57.
— 1924. Meiosis in pollenmothercells of Oenothera Franciscana sulfurea. Bot. Gazette Bd. 77.
— 1925. Chromosome behaviour during meiosis in the pollenmothercells of certain Oenotheras. Program and abstracts for the 22. annual meeting of the Am. Soc. of Zoologist. Anatomical Record Bd. 29.
— 1925. The probable cytological basis for certain genetical peculiarities of Oenotheras. Anatomical Record Bd. 29.
Cohen Stuart, C. P. 1916. Sur le développement des cellules génératrices de Camellia theifera (Griff) Dyer. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 15.
Cohn, F. M. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen. Flora Bd. 106.
Coker, W. C. 1902. Notes on the gametophytes and embryo of Podocarpus. Bot. Gazette Bd. 33.
— 1903. On the gametophyte and embryo of Taxodium. Bot. Gazette Bd. 36.
— 1904. On the spores of certain Coniferae. Bot. Gazette Bd. 38.
— 1907. Fertilization and embryogeny of Cephalotaxus Fortunei. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1907. The development of the seed in the Pontederiaceae. Bot. Gazette Bd. 44.
Cole, R. D. 1917. Imperfection of pollen and mutability in the genus Rosa. Bot. Gazette Bd. 63.
Collins, G. N. 1909. Apogamy in the maize plant. Contrib. U. St. Nat. Herbar. Bd. 12.
Collins, J. L. and Mann, M. C. 1923. Interspecific hybrids in Crepis II. A preliminary report on the results of hybridizing Crepis setosa Hall. with C. capillaris (L.) Wallr. and with C. biennis L. Genetics Bd. 8.
Compton, R. H. 1912. Note on a case of doubling of embryosac, pollen-tube and embryo. Ann. of Bot. Bd. 26.
Conrad, A. H. 1900. A contribution to the life history of Quercus. Bot. Gazette Bd. 29.
Cook, M. Th. 1902. Development of the embryosac and embryo of Castalia odorata and Nymphaea advena. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 20.
— 1902. Polyembryony in Ginkgo. Bot. Gazette Bd. 34.
— 1903. The development of the embryosac and embryo of Agrostemma githago. Ohio Naturalist Bd. 3.
— 1903. The development of the embryosac and embryo of Claytonia virginica. Ohio Naturalist Bd. 3.

Cook, M. Th. 1906. The embryology of some Cuban Nymphaeaceae. Bot. Gazette Bd. 42.
— 1907. The embryology of Rhizophora Mangle. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 34.
— 1907. The embryology of Rhytidophyllum. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 34.
— 1907. The embryology of Sagittaria lancifolia L. Ohio Naturalist Bd. 7.
— 1908. The development of the embryosac and embryo of Potamogeton lucens. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 35.
— 1909. Notes on the embryosac of Passiflora adenophylla. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 36.
— 1909. Notes on the embryology of the Nymphaeaceae. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1909. Notes on the embryology of the Caryophyllaceae. Ohio Naturalist Bd. 9.
— 1924. Development of seed of Crotolaria sagittalis. Bot. Gazette Bd. 77.
Cook, T. 1924. Development of seed of Linaria vulgaris. Bot. Gazette Bd. 77.
Cooke, E. and Schively, A. F. 1904. Observations on the structure and development of Epiphegus virginiana. Contrib. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania Bd. 2.
Correns, C. 1899. Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 17.
— 1900. Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18.
— 1909. Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 2.
Coulon, J. de. 1923. Nardus stricta, étude physiologique, anatomique et embryologique. Diss. Zürich.
Coulter, J. M. 1897. Notes on the fertilization an embryogeny of Conifers. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1898. Contribution to the life history of Ranunculus. Bot. Gazette 25.
— 1898. The origin of gymnospermes and the seed habit. Bot. Gazette Bd. 26.
— 1908. Relation of megaspores to embryosacs in angiosperms. Bot. Gazette Bd. 45.
— 1908. The embryosac and embryo of Gnetum gnemon. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1909. Evolutinary tendencies among gymnosperms. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1911. The endosperm of angiosperms. Bot. Gazette Bd. 52.
— 1914. Reproduction in plants. Bot. Gazette Bd. 58.
Coulter, J. M., Chamberlain, Ch. J. and Schaffner, J. H. 1897. Contribution to the life history of Lilium philadelphicum. Bot. Gazette Bd. 23.
Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J. 1903. The embryogenie of Zamia. Bot. Gazette Bd. 35.
— — 1903. Morphology of angiospermes. New York.
— — 1910. Morphology of gymnospermes. 2. Aufl. Chicago.
Coulter, J. M. and Land, W. J. G. 1905. Gametophytes and embryo of Torreya toxifolia. Bot. Gazette Bd. 39.
Coulter, J. M. and Rose, J. N. 1886. The pollenspore of Tradescantia virginica L. Bot. Gazette Bd. 11.
Coupin. 1909. Sur la cytologie et la tératologie des poils absorbants. Rev. gén. de Bot. Bd. 21.
Crane, M. B. and Gairdner, A. E. 1923. Species-crones in Cochlearia, with a preliminary account of their cytology. Journ. of Genetics. Bd. 13.
Cunningham, D. D. 1888. On the phenomena of fertilization in Ficus Roxburghii Wall. Ann. Royal bot. Garden Calcutta.
Cutting, E. M. 1908. On the meaning of the various forms of the male gametes in the pines and allied Conifers. The new Phytol. Bd. 7.

D

Dahlgren, K. V. O. 1914. Einige morphologische und biologische Studien über Primula officinalis Jacq. Bot. Notiser.
— 1915. Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 9.
— 1915. Der Embryosack von Plumbagella ein neuer Typus unter den Angiospermen. Svenska Vet. Ak. Ark. f. Bot. Bd. 14.
— 1915. Über die Embryologie von Acicarpha tribuloides Juss. Svensk bot. Tidskr. Bd. 9.
— 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 56.

Dahlgren, K. V. 1918. Die jüngeren Entwicklungsstadien der Samenanlagen von Typha latifolia L. Svensk bot. Tidskr. Bd. 12.
— 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. f. Bot. Bd. 12.
— 1922. Die Embryologie der Loganiaceengattung Spigelia. Svenska bot. Tidskr. Bd. 16.
— 1923. Notes on the ab initio cellular endosperm. Bot. Notiser.
— 1924. Studien über die Endospermentwicklung der Kompositen. Svenska bot. Tidskr. Bd. 18.
Dale, E. 1906. Further experiments and histological investigations on intumescences with some observations on nuclear division in pathological tissues. Phil. Transact. of the R. soc. of London. Ser. B. Bd. 198.
Dangeard. 1902. Sur le caryophysème. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 134.
Darapsky. 1879. Der Embryosackkern und das Endosperm. Bot. Zeitung Bd. 37.
Darling, Ch. A. 1909. Sex in dioecious plants. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 36.
— 1912. Mitosis in living cells. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 39.
— 1914. Prochromosomes in synapsis. Science N. S. Bd. 41.
— 1923. Chromosome behavior in Acer platanoides C. Am. Journ. of Botan. Bd. 10.
Darnell-Smith, G. P. 1918. The gametophyte of Psilotum. Transact. R. Soc. Edinburgh Bd. 52.
Dastur, R. H. 1921. Notes on the development of the ovule, embryosac and embryo of Hydnora africana Thunb. Transact. R. Soc. of South Africa Bd. 10.
Davis, B. M. 1909. Cytological studies on Oenothera I. Pollen development of Oenothera grandiflora. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1910. Cytological studies on Oenothera II. The reduction divisions of Oenothera biennis. Ann. of Bot. Bd. 24.
— 1911. Genetical studies on Oenothera II. Some hybrids of Oe. biennis and Oe. grandiflora that resemble Oe. Lamarckiana. Am. Naturalist Bd. 14.
— 1911. Cytological studies on Oenothera III. A comparison of the reduction division of Oenothera Lamarckiana and O. gigas. Ann. of Botany Bd. 25.
— 1914. Genetical studies on Oenothera V. Some reciprocal crosses of Oenothera. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 12.
— 1925. Cytological studies on Oenothera III. A comparison of the reduction divisions of Oe. Lamarckiana and Oe. gigas. Ann. of Bot. Bd. 25.
Day, D. F. 1896. Parthenogenesis in Thalictrum Fendleri. Bot. Gazette Bd. 22.
Decaisne. Mémoire sur le développement du pollen, de l'ovule etc. de gui. Mém. de l'Ac. de Bruxelles Bd. 12.
Degagny, Ch. 1892. Sur les vacuoles plasmogènes du nucléole dans l'endosperme du Phaseolus. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 114.
— 1894. Recherches sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Bull. Soc. Bot. de France Bd. 41 u. 42.
— 1902. Recherches sur la fécondation chez les végétaux et sur les métamorphoses des matières nucléaires polliniques. Compt. rend. Soc. Biol. Paris Bd. 54.
— 1902. Observations sur les phénomènes communs présentés par les matières nucléaires pendant la division et pendant la fécondation. Compt. rend. Soc. Biol. Paris Bd. 54.
Dehorne, A. 1910. Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescant. Comp. rend. Ac. Soc. Paris Bd. 151.
— 1911. Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez Salamandra maculosa Laur. et chez Allium cepa L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.
Delaunay, L. 1915. Etude comparée caryologique de quelques espèces du genre Muscari Mill. Mém. Soc. nat. Kiew.
— 1923. Vergleichende karyologische Untersuchungen einiger Muscari- und Bellevaliaarten. Monit. Jard. Bot. Tiflis N. S. Bd. 1.
— 1925. Les chromosomes S chez l'Ornithogalum L. Bull. Jard. bot. Kieff.
— 1925. The S-chromosomes in Ornithogalum L. Science. N. S. Bd. 62.
Demerec, M. 1924. A case of pollen dimorphism in Mais. Am. Journ. of Botany Bd. 11.
Demoor, J. 1895. Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol. Bd. 13.
Denham, H. J. 1924. The cytology of the cotton plant. II. Chromosome numbers of Old and New World Cottons. Ann. of Bot. Bd. 38.

Denham, H. J. 1924. The cytology of the cotton plant. I. Microspore formation in Sea Island Cotton. Ann. of Bot. Bd. 38.
Densmore, H. D. 1908. The origin, stucture and function of the polar caps in Smilacina amplexicaulis Nutt. Univ. of Calif. Publ. in Bot. Bd. 3.
Denniston, R. H. 1913. The individuality of chromosomes in the somatic cells of Gentiana procera. Science, N. S. Bd. 37.
Derschau, M. v. 1904. Wanderung nukleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
— 1907. Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 22.
— 1908. Beiträge zur pflanzlichen Mitose, Zentren, Blepharoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46.
— 1910. Zur Frage eines Makronucleus der Pflanzenzelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
— 1912. Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
— 1914. Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12.
— 1915. Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkerne. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14.
— 1918. Über disperme Befruchtung der Antipoden bei Nigella arvensis. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 36.
Dessiatoff. 1911. Zur Entwicklung des Embryosackes von Euphorbia virgata W. R. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
Devisé, R. 1914. Le fuseau dans les microsporocytes du Larix. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 158.
— 1922. La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du Larix europaea. La Cellule Bd. 32.
Diels, L. 1913. Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von Lonicera Untergatt. Periclymenum. Flora Bd. 105.
Digby, L. 1909. Observations on „Chromatin bodies" and their relation to the nucleolus in Galtonia candicans Dec. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1910. The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of Galtonia candicans. Ann. of Bot. Bd. 24.
— 1912. The cytology of Primula Kewensis and other related Primula Hybrids. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1914. A critical study on the cytology of Crepis virens. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12.
Dixon, H. H. 1894. Fertilization of Pinus sylvestris. Ann. of Bot. Bd. 8.
— 1895. The nuclei of Lilium longiflorum. Ann. of Bot. Bd. 9.
— 1895. Abnormal nuclei in the endosperm of Fritillaria imperialis. Ann. of Bot.
— 1895. Note on the nuclei of the endosperm of Fritillaria imperialis. Proc. R. Irish Ac. Bd. 3.
— 1895. On the chromosomes of Lilium longiflorum. Proc. R. Irish Ac. Bd. 3.
— 1899. The possible function of the nucleolus in heredity. Ann. of Bot. Bd. 13.
— 1900. On the first mitosis of the sporemothercells of Lilium. Note from the Bot. Sch. of Trin. Coll. Dublin.
Dodel, A. 1891. Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Festschrift für Nägeli und Köllicker, Zürich.
Donati, G. 1912. Di alcune particolarità embriologiche in Poinsettia pulcherrima R. G. Rend. Acc. Lincei Roma, Ser. 5, Bd. 21.
— 1913. Ricerche embriologiche sulle Euphorbiaceae. Ann. Bot. Bd. 11.
Dop, P. 1902. Sur le développement de l'ovule des Asclépiadées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 135.
— 1902. Sur le pollen des Asclépiadées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 135.
— 1903. Sur l'ovule et la fécondation des Asclépiadées. Compt. rend. d. Ac. Sc. Paris Bd. 136.
— 1913. Sur la cytologie des suçoirs micropylaires de l'albumen de Veronica persica. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 156.
— 1913. Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des Buddleia. Bull. Soc. bot. France Bd. 60.
— 1914. Recherches sur le rôle des différentiations cytoplasmiques du suçoir micropylaire de l'Albumen de Veronica persica Poir. dans la formation de cellulose. Rev. gén. de Bot. Bd. 25.
Dorety, H. A. 1919. Embryo and seedling of Dioon spinulosum. Bot. Gazette Bd. 67.

Dorsey, M. J. 1914. Pollendevelopment in the grape, with special reference to sterility. Univ. of Minnesota. Agr. Exp. Stat. Bull. 144.
— 1915. Pollen sterility in grapes. Journ. of Heredity Bd. 6.
Doyle, J. 1916.Note on the structure of the ovule of Larix leptolepis. Ann. of Bot. Bd. 30.
Ducamp, L. 1901. Recherches sur la formation de l'ovule et du sac embryonnaire dans les Araliacées et sur les modifications dont le tégument est le siège. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 133.
— 1902. Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. Sc. Nat. (8) Bot. 15.
Dudgeon, W. 1918. Morphology of Rumex-crispus. Bot. Gazette Bd. 66.
Duesberg, J. et Hoven, H. 1910. Observations sur la structure du protoplasma des cellules végétales. Anatom. Anzeiger Bd. 36.
Duggar, B. M. 1899. On the development of the pollengrain and embryosac in Bignonia venusta. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 26.
— 1900. Studies in the development of the pollen grain in Symplocarpus foetidus and Peltandra undulata. Bot. Gazette Bd. 29.
Dunn, L. B. 1900. Morphology of the development of the ovule in Delphinium exaltatum. Proc. of Am. Ass. Adv. Sci.
Dupler, A. W. 1917. The gametophytes of Taxus canadensis Marsh. Bot. Gazette Bd. 64.
— 1919. Staminate strobilus of Taxus canadensis. Bot. Gazette Bd. 68.
— 1920. Ovuliferous structures of Taxus canadensis. Bot. Gazette Bd. 69.
Duthie, A. V. 1915. Note on apparent apogamy in Pterygodium Newdigatae (Orchidaceae). Roy. Soc. S. Africa Meeting of 16. June.

E

Eames, A. J. 1913. The morphology of Agathis australis. Ann. of Bot. Bd. 27.
Edwards, J. G. 1920. Flower and seed of Hedyosmum. Bot. Gazette Bd. 70.
Eichinger, A. 1907. Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Adoxa und Chrysosplenium. Mitt. der bayer. bot. Ges. München 2.
— 1908. Beitrag zur Kenntnis und systematischen Stellung der Gattung Parnassia. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 23.
Eichler, K. 1906. Über die doppelte Befruchtung bei Tragopogon orientalis. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 115, Abt. 1.
— 1906. Über einen Kastrationsversuch bei Tragopogon. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 56.
Eisen, G. 1896. Biological studies on figs, caprifigs and caprification. Proc. Calif. Ac. of Sc. Bd. 5.
Ekstrand, H. 1918. Zur Zytologie und Embryologie der Gattung Plantago. Svensk bot. Tidskr. Bd. 12.
Elfving, Fredr. 1878. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 13.
Elkins, M. G. 1914. The maturation phases in Smilax herbacea. Bot. Gazette Bd. 57.
Elmore, C. J. 1898. Some results from the study of Allium. Bot. Gazette Bd. 26.
Elst, P. van der, 1909. Beitrag zur Kenntnis der Samenanlage der Saxifragaceae. Diss. Utrecht.
Emerson, R. 1915. Anomalous endosperm development in maize. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre.
— 1921. Genetic evidence of aberrant chromosome behaviour in maize endosperm. Am. Journ. of Botany Bd. 8.
Endriß, W. 1902. Monographie von Pilostyles ingae Karst. Flora Bd. 91.
Ernst, A. 1886. A new case of parthenogenesis in the vegetable Kingdom. Nature Bd. 34.
— 1900. Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung. Flora Bd. 91.
— 1901. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von Tulipa Gemeriana L. Flora Bd. 88.
— 1902. Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb. Flora Bd. 91.
— 1908. Ergebnisse neuer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verhandl. der Schweizer Naturf. Ges. Glarus I.
— 1908. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26a.

Ernst, A. 1909. Apogamie bei Burmannia coelestis Don. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 27.
— 1913. Zur Kenntnis von Parthenogenesis und Apogamie bei Angiospermen. Verhandl. der Schweizer Naturf. Ges. Bd. 96.
— 1913. Embryobildung bei Balanophora. Flora Bd. 106.
— 1917. Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. Viertelj. der Naturf. Ges. in Zürich Jahrg. 62.
— 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Jena.
— 1921. Apogamie oder dauernde Parthenogenesis? Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 26.
— 1922 Artkreuzungen in der Gattung Primula. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 27.
— 1922. Chromosomenzahl und Rassenbildung. Viertelj. d. Naturf.-Ges. in Zürich Bd. 67.
Ernst, A. und Bernard, Ch. 1909. Embryologie von Thismia javanica J. J. Sm. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Ser., Bd. 8.
— — 1911. Beiträge zur Embryologie von Thismia clandestina Miq. und Thismia Versteegii Sm. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Ser., Bd. 9.
— — 1912. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und Embryo von Burmannia candida Engl. und Championii Thw. Ann du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 25.
— — 1912 Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von Burmannia coelestis Don. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 26.
— — 1914. Embryologie von Burmannia tuberosa. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 28.
Ernst, A. und Schmid, E. 1909. Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 27.
— — 1913. Über Blüte und Frucht von Rafflesia. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 27.
Evans, A. T. 1919. Embryosac and embryo of Pentastemon secundiflorus. Bot. Gazette Bd. 67.

F

Fabre, G. 1911. Action de radium sur les organismes végétaux. Compt. rend. de Soc. de Biol. Nr. 11.
Fairchild, D. 1913. Reproduction in Hibiscus. Am. Breed. Magaz. Bd. 4.
Farmer, J. B. 1892. On the occurence of two prothallia in an ovule of Pinus sylvestris. Ann. of Bot. Bd. 6.
— 1893. On nuclear division in the pollenmothercells of Lilium Martagon. Ann. of Bot. Bd. 7.
— 1895. Über Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Zentrosomenfrage. Flora Bd. 80.
— 1895. On the division of the chromosomes in the first mitosis in the pollenmothercell of Lilium. Journ. Royal Microsp. Soc.
— 1896. Direct nuclear division in the embryosac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. Bd. 10.
— 1912. Telosynapsis and Parasynapsis. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1913. Nuclear osmosis and meiosis. New Phytol. Bd. 12.
Farmer, J. B. and Digby, L. 1910. On the somatic and heterotype mitosis in Galtonia candicans. Rep. of the Brit. Assoc. Sheffield.
— — 1914. On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Trans. Royal Soc. London-B. Bd. 205.
Farmer, J. B. and Moore, J. E. S. 1895. On the essential similiarities existing between the heterotype nuclear divisions in animals and plants. Anat. Anzeiger Bd. 11.
— — 1903. New investigations into the reduction phenomena of animals and plants. Proc. R. Soc. Bd. 72.
— — 1905. On the maiotic phase (reduction division) in animals and plants. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 48.
Farmer, J. B., Moore, J. E. S. and Walker, C. E. 1904. Über die Ähnlichkeiten zwischen den Zellen maligner Neubildungen beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe. Biol. Zentralbl. Bd. 24.

Farmer, J. B. and Shove, D. 1905. On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of Tradescantia virginica. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 48.
Farr, C. H. 1916. Cytokinesis of the pollenmothercells of certain dicotyledons. Mem. New York bot. Garden Bd. 6.
— 1916. The nature of the cell plate. Science N. S. Bd. 43.
— 1918. Cell division by furrowing in Magnolia. Am. Journ. of Botany Bd. 5.
— 1922. The meiotic cytokinesis of Nelumbo. Am. Journ. of Botany Bd. 9.
— 1922. Quadripartition by furrowing in Sisyrinchium. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 49.
Farr, W. K. 1920. Cell-division in the pollengrain of Cobaea scandens alba. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 47.
Farrell, M. E. 1914. The ovary and embryo of Cyrtanthus sanguineus. Bot. Gazette Bd. 57.
Ferguson, M. C. 1901. The development of the egg and fertilization in Pinus Strobus. Ann. of Bot. Bd. 15.
— 1901. The development of the pollentube and the division of the generative nucleus in certain species of Pines. Ann. of Bot. Bd. 15.
— 1904. Contributions to the knowledge of the life history of Pinus with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. Proc. Wash. Ac. Sc. Bd. 6.
— 1907. Two embryosacmothercells in Lilium longiflorum. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1908. Two embryosacs in Lilium longiflorum. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1913. Included cytoplasm in fertilization. Bot. Gazette Bd. 56.
Ferrand, M. 1923. Note sur la caryocinèse de Secale cereale et sur une cause d'erreur dans la numération des ses chromosomes. Bull. Soc. R. Bot. Belgique Bd. 55.
Ferraris, T. 1902. Ricerche embriologiche sulle Iridaceae. I. Embriologia del g. Romulea Maratti. Annuario del R. Istit. Bot. di Roma Bd. 9.
Figdor, W. 1897. Über Cotylanthera Bl. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 14.
— 1911. Übergangsbildungen von Pollen zu Fruchtblättern bei Humulus japonicus. Sieb. et Zucc. und deren Ursachen. Anz. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 21.
Fink. 1899. Contribution to the life history of Rumex. Minn. Bot. Stud. Minneapolis Bd. 2.
Finn, W. 1911. Zur Frage über die Entwicklung des Sexualprozesses bei den Anthophyten. Sitz.-Ber. d. Naturf.-Ges. zu Kiew.
— 1925. Male cells in angiosperms. I. Spermatogenesis and fertilization in Asclepias cornuti. Bot. Gazette Bd. 80.
Firth, R. H. 1911. An elementary inquiry as to the origin of species. Journ. Royal Army Med. Corps Bd. 16.
Fischer, A. 1880. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16.
— 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
Fisher, G. C. 1914. Seed development in the genus Peperomia. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 41.
Flach, P. 1924. Cytologische Untersuchungen über die Gefäßbildung bei Cucurbita pepo. Sitz.-Ber. Ak. d. Wiss. Wien, Abt. I, Bd. 133.
Focke, W. O. 1881. Die Pflanzenmischlinge. Berlin.
Forenbacher, A. 1914. Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Potentilla. Ac. Sc. et des Arts des Slaves du sud de Zagreb.
Forsaith, C. C. 1916. Pollen sterility in relation to the geographical distribution of some Onagraceae. Bot. Gazette Bd. 62.
Franck, W. J. 1911. Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese by het suikerriet. Diss. Delft.
Fraser, H. C. J. 1911. Longitudinal fission of the meiotic chromosomes in Vicia Faba. Rep. Brit. Ass. Adr. of Sc. Portsmouth.
— 1912. The pairing of the chromosomes. New Phytol. Bd. 11.
— 1914. The behaviour of the chromatin in the meiotic divisions of Vicia faba. Ann. of Bot. Bd. 28.
Fraser, H. C. J. and Snell, J. 1910. Vegetative mitosis in the Bean. Report of the Brit. Ass. Sheffield.
— — 1911. The vegetative divisions in Vicia faba. Ann. of Bot. Bd. 25.
Friemann, W. 1910. Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss. Bonn.

Fries, Th. C. E. 1919. Der Samenbau bei Cyanastrum Oliv. Svensk bot. Tidskr. Bd. 13.
Frisendahl, A. 1912. Zytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Myricaria germanica Desv. K. Svensk Vetensk. Ak. Handl. Bd. 48.
Frost, H. B. and Mann, M. C. 1924. Mutant forms of Matthiola resulting from Non-disjunction. Am. Naturalist Bd. 58.
Frost, N. B. 1925. The chromosomes of Citrus. Journ. Washingt. Ac. Sc. Bd. 15.
Fruhwirth, C. 1914. Parthenogenesis bei Tabak. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung Bd. 2.
Frye, T. C. 1901. Development of the Pollen in some Asclepiadaceae. Bot. Gazette Bd. 32.
— 1902. A morphological study of certain Asclepiadaceae. Bot. Gazette Bd. 34.
— 1903. The embryosac of Casuarina stricta. Bot. Gazette Bd. 36.
Frye, T. C. and Blodgett, E. B. 1905. A contribution to the life history of Apocynum androsaemifolium. Bot. Gazette Bd. 40.
Fuchs, A. und Ziegenspeck, H. 1924. Aus der Monographie der Orchis Traunsteineri Saut; IV. Chromosomen einiger Orchideen. Bot. Archiv Bd. 5.
Fujii, K. 1898. Has the spermazoid of Ginkgo a tail or not? Bot. Magaz. Tokyo Bd. 12.
— 1899. On the morphology of the spermazoid of Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 13.
Fullmer, E. L. 1898. Cell-division in Pine-seedlings. Bot. Gazette Bd. 26.
— 1899. The development of the microsporangia and microspores of Hemerocallis fulva. Bot. Gazette Bd. 28.
Furlani, J. 1905. Zur Embryologie von Colchicum autumnale. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 54.

G

Gager, C. St. 1902. The development of the pollinium and spermcells in Asclepias Cornuti Decaisne. Ann. of Bot. Bd. 16.
— 1908. Effects of the rays of radium on plants. Mem. New York Bot. Gard. Bd. 4.
Gagnepain, F. 1913. Le pollen des plantes cultivées. Bull. soc. bot. de France Bd. 60.
Gallagher, W. J. 1908. The Cytology of Rhoeo discolor. Ann. of Bot. Bd. 22.
Ganong, W. 1898. Upon polyembryony and its morphology in Opuntia vulgaris. Bot. Gazette Bd. 25.
Gardner. Bl. 1901. Studies on growth and cell-division in the root of Vicia faba. Publ. of the Univ. of Pennsylv. Contr. from the Bot. Lab. Bd. 2.
Gassner, G. 1923. Über die Untersuchungen von J. Zeidler zur Frage des Galvanotropismus der Wurzeln. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 41.
Gates, R. R. 1907. Hybridization and germcells of Oenothera mutants. Bot. Gazette Bd. 44.
— 1907. Pollen development in hybrids of Oenothera lata × Oe. Lamarckiana, and its relation to mutation. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1908. The chromosomes of Oenothera. Science N. S. Bd. 27.
— 1908. A study of reduction in Oenothera rubrinervis. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1908. Further studies on the chromosomes of Oenothera. Science N. S. Bd. 27.
— 1909. Further studies of Oenotheran cytology. Science N. S. Bd. 29.
— 1909. Apogamy in Oenothera. Science N. S. Bd. 30.
— 1909. The stature and chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
— 1909. The behaviour of chromosomes in Oenothera lata × gigas. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1909. Studies of inheritance in the evening primrose. Chicago Med. Recorder.
— 1911. The mode of chromosome reduction. Bot. Gazette Bd. 51.
— 1911. Mutation in Oenothera. Am. Naturalist Bd. 45.
— 1911. Pollenformation in Oenothera gigas. Ann. of Bot. Bd. 25.
— 1912. Somatic mitosis in Oenothera. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1913. Tetraploid mutants and chromosome mechanisme. Biol. Zentralbl. Bd. 33.
— 1913. A contribution to a knowledge of the mutating Oenotheras. Transact. Linn. Soc. London 2. Ser., Bd. 3.
— 1914. On the apparent absence of apogamy in Oenothera. Science Bd. 39.
— 1915. Heredity and mutation as cell phenomena. Am. Journ. of Botany Bd. 2.

Gates, R. R. 1915. The mutation factor in evolution with particular reference to Oenothera, London.
— 1916. On pairs of species. Bot. Gazette Bd. 61.
— 1920. A preliminary account of the meiotic phenomena in the pollenmothercells of Lettuce (Lactuca sativa). Proc. R. Soc. Bd. 91.
— 1923. The chromosomes of a triploid Oenothera hybrid. Ann. of Bot. Bd. 37.
— 1925. Pollen tetrad wall formation in Lathraea. La Cellule Bd. 35.
Gates, R. R. and Goodspeed, T. H. 1916. Pollen sterility in relation to crossing. Science Bd. 43.
Gates, R. R. and Rees, E. M. 1921. A cytological study of pollen development in Lactuca. Ann. of Bot. Bd. 35.
Gates, R. R. and Thomas, N. 1914. A cytological study of Oenothera mut. lata and Oe. mut. semilata in relation to mutation. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 59.
Gärtner, C. F. von. 1844. Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen. Stuttgart.
— 1849. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.
Gäumann, E. 1918. Über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragaceen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 12.
— 1919. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 16.
Gebbs, L. S. 1907. Notes on the development and structure of the seed in the Alsimioideae. Ann. of Bot. Bd. 21.
Geerts, J. M. 1907. Über die Zahl der Chromosomen von Oenothera Lamarckiana. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25.
— 1908. Beiträge zur Kenntnis der zytologischen Entwicklung von Oenothera Lamarckiana. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26a.
— 1909. Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 5.
— 1911. Zytologische Untersuchungen einiger Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
Gehuchten, H. van. 1887. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. Sc. nat. Bot. Ser. 6, Bd. 17.
Georgevitch, P. M. 1907. Zytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von Lupinus albus. Inaug.-Diss. Bonn. Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. 1, Bd. 22.
— 1908. Zur Nukleolusfrage. Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. 1, Bd. 23.
— 1910. Über den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von Galtonia candicans. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 25.
Giard, A. 1887. La castration parasitaire. Bull. sc. du Nord de la France. Ser. 2, Bd. 18.
— 1888. Sur la castration parasitaire du Lychnis dioica L. par l'Ustilago antherarum Fr. Compt. rend. Ac. Sc. Bd. 107.
— 1889. Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des metazoaires. Compt. rend. hebd. d. Séances et Mém. de la Soc. de Biologie. Ser. 9, Bd. 1.
— 1903. Les faux hybrids de Millardet et leur interprétations. Compt. rend. hebd. d. Séances et Mém. de la Soc. de Biol. Bd. 15.
Gibbs, L. S. 1904. Note on floral anomalies in species of Cerastium. New Phytol. Bd. 3.
— 1907. Notes on the development and structure of the seed in the Alsinoideae. Ann. of Bot. Bd. 21.
— 1912. On the development of the female strobilus in Podocarpus. Ann. of Bot. Bd. 26.
Gibelli, G. e Ferrero, F. 1891. Intorno allo sviluppo dell' ovulo e del seme della Trapa natans L. Ricerche di anatomia e di morfologia. Malpighia Bd. 5.
Giger, E. 1913. Linnaea borealis, eine monographische Studie. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 30.
Glišic, Lj. 1924. Development of the female X-generation and embryo in Ramondia. (Aus dem Bot. Inst. der Univ. Belgrad. Serbisch mit englischer Zusammenfassung.) Sonderdruck.
Le Goc, M. J. 1917. Effect of foreign pollination on Cycas Rumphii. Ann. Roy. Bot. Gard. Perardeniya Bd. 6.

Goebel, K. 1886. Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 17.
Goebel, K. und Süssenguth, K. 1924. Beiträge zur Kenntnis der südamerikanischen Burmanniaceen. Flora Bd. 117.
Goldflus, M. 1898/99. Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot. Bd. 12 u. 13.
Goldschmidt, R. 1912. Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.
— 1916. Nochmals über die Merogonie der Oenotherabastarde. Genetics Bd. 1.
Golinski, St. J. 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Zentralbl. Bd. 55.
Goodspeed, Th. H. 1915. Parthenogenesis, parthenocarpy and phenospermy in Nicotiana. Univ. Calif. Pub. Bot. Bd. 5.
— 1915. Parthenocarpy and Parthenogenesis in Nicotiana. Proc. nat. Ac. of Sc. Bd. 1.
— 1923. A preliminary note on the cytology of Nicotiana species and hybrids. Svensk bot. Tidskr. Bd. 17.
Goodspeed, Th. H. and Crane, M. P. 1920. Chromosome number in the Sequoias. Bot. Gazette Bd. 69.
Goroschankin, J. 1883. Über den Befruchtungsprozeß bei Pinus pumilio. Straßburg 1883.
— 1883. Zur Kenntnis der Corpuscula bei den Gymnospermen. Bot. Zeitung Bd. 41.
Gotoh, K. 1924. Über die Chromosomenzahl von Secale cereale L. Bot. Magazine Tokyo Bd. 38.
Gow, J. E. 1907. Morphology of Spathyema foetida. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1908. Studies in Araceae. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1908. Embryogeny of Arisaema triphyllum. Bot. Gazette Bd. 45.
— 1912. An anomalous ovary. Proc. Jowa Ac. Sc. Bd. 19.
— 1912. Behaviour of pollentubes in Richardia africana. Proc. Jowa Ac. Sc. Bd. 19.
— 1913. Observations on the morphology of the Aroids. Bot. Gazette Bd. 56.
Graenicher, S. 1900. The fertilization of Symphoricarpus and Lonicera. Bull. Wisconsin nat. Hist. Soc. N. S. Bd. 1.
Graf, J. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Populus. (Vorläufige Mitteilung.) Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 39.
— 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Populus. Beihefte zum Bot. Zentralbl. Bd. 38.
Graham, M. 1913. Studies in nuclear division of Preissia commutata. Ann. of Botany. Bd. 27.
Granier, J. et Boule, L. 1911. Sur le phénomène de conjugaison des chromosomes à la prophase de la première cinèse réductrice (Microsporogénèse chez Endymion nutans Dum.). Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 152.
— — 1911. Sur le caractère hétérogamique des gémini chez Impatiens glanduligera Royle. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 152.
— — 1911. Sur les cinèses somatiques chez Endymion nutans. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 152.
Grant, A. E. 1886. The multinucleated condition of the vegetable cell. Transact. Bot. Soc. Edinburgh Bd. 16.
Graves, A. H. 1908. The morphology of Ruppia maritima. Transact. Connectic. Ac. Arts and Sc. New Haven Bd. 14.
Grégoire, V. 1899. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule Bd. 16.
— 1899. Les cinèses polliniques chez les Liliacées. Bot. Zentralbl. Bd. 78.
— 1904. La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La Cellule Bd. 21.
— 1905. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule Bd. 22.
— 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales. La Cellule Bd. 23.
— 1906. L'élément chromosomique dans les cellules végétales. La Cellule Bd. 23.
— 1907. La formation des gémini hétérotypiques dans les végéteaux. La Cellule Bd. 24.
— 1907. Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendéliennes. Ann. Soc. Roy. zool. et malacol. de Belgique Bd. 42.
— 1908. Les phénomènes de l'étape synaptique réprésentent-ils une caryocinèse avortée? La Cellule Bd. 25.

Grégoire, V. 1908. Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes: individualité, réduction, structure. Ann. Soc. zool. et malacol. de Belgique Bd. 42.
— 1910. Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (Second mémoire). La Cellule Bd. 26.
— 1912. La vérité du schéma hétérohoméotypique. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 155.
— 1912. Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique. A propos d'une interprétation nouvelle. Ann. de la Soc. scient. de Bruxelles Bd. 36.
— 1913. La télophase et la prophase dans la caryocinèse somatique. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 156.
Grégoire et Berghs. 1904. La figure achromatique dans la Pellia epiphylla. La Cellule Bd. 21.
Grégoire, V. et Wygaerts, A. 1903. La reconstitution du noyau et al formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. La Cellule Bd. 21.
Gregory, R. P. 1904. Some observations on the determination of sex in plants. Proc. Cambr. phil. Soc. Bd. 12.
— 1905. The abortive development of the pollen in certain sweet-peas (Lathyrus odoratus). Proc. Cambr. phil. Soc. Bd. 13.
— 1909. Note on the histology of the giant and ordinary forms of Primula sinensis. Proc. Cambr. phil. Soc. Bd. 15.
— 1912. The Chromosomes of a giant form of Primula sinensis. Proc. Cambr. phil. Soc. Bd. 16.
— 1914. On the genetics of tetraploid plants in Primula sinensis. Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Bd. 87.
Green, J. R. 1894. On the germination of the pollen grain and the nutrition of the pollen tube. Ann. of Bot. Bd. 8.
Greene, E. L. 1898. Parthenogenesis in common plants. The plant world Bd. 1.
Grimm, Jul. 1912. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rhus und Coriaria. Flora N. F. Bd. 4.
Groß, R. 1917. Beobachtungen und Versuche an lebenden Zellkernen. Halle 1917.
Gscheidle, A. 1924. Über Haustorienbildung in der Gattung Veronica und ihre systematische Wertung. Flora N. F. Bd. 17.
Guérin, P. 1901. Développement de la graine et en particulier du tégument séminal de quelques Sapindacées. Journ. de Bot. Bd. 15.
— 1903. Sur le sac embryonnaire et en particulier sur les antipodes des Gentianées. Journ. de Bot. Bd. 17.
— 1904. Les connaisances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Thèse. Paris.
— 1915. Reliquiae Treubianae I. Recherches sur la structure anatomique de l'ovule et de la graine des Thyméléacées. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg Ser. II, Bd. 14.
— 1916. Recherches sur la structure anatomique de l'ovule et de la graine des Thyméléacées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 29.
— 1917. Sur l'étamine et le développement du pollen des sauges. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 165.
— 1919. Développement de l'anthère et du pollen des Labiées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 168.
— 1925. L'anthère des Gentianacées. Développement du sac pollinique. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.
Guignard, L. 1881. Sur les noyaux des cellules des tissus secréteurs. Bull. de la Soc. bot. de France Bd. 28.
— 1881. Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses. Ann. d. Sc. nat. de Ser. VI, Bot. Bd. 12.
— 1881. Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bull. de la Soc. bot. de France Bd. 28.
— 1882. Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Bd. 14.
— 1882. Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Bd. 13.
— 1883. Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 97.
— 1884. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Bd. 17.

Guignard, L. 1885. Observations sur les Santalacées. Ann. Sc. des nat. de Bot. Bd. (7), 2.
— 1885. Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Bd. 20.
— 1886. Observations sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux. Bull. de la Soc. bot. de Lyon Bd. 4.
— 1886. Observations sur les ovules et la fécondation des Cactées. Bull. Soc. Bot. de France Bd. 33.
— 1889. Observations sur le pollen des Cycadées. Journ. de Bot. Bd. 3.
— 1889. Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. Bull. de la Soc. bot. de France Bd. 36.
— 1890. Sur la nature morphologique des phénomènes de la fécondation. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 112.
— 1890. Sur le mode d'union des noyaux sexuels dans l'acte de la fécondation. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 110.
— 1891. Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 112.
— 1891. Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 112.
— 1891. Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Bd. 14, Serie VII.
— 1891. Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales. Compt. rend. Ac. Sc.
— 1893. Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. Journ. de Bot. Bd. 7.
— 1894. Sur l'origine les sphères directrices. Journ. de Bot. Bd. 8.
— 1897. Sur les centrosomes chez les végétaux. Compt. rend. Ac. Sc.
— 1898. Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Ser. VIII, Bd. 5.
— 1898. Centrosomes in plants. Bot. Gazette Bd. 25.
— 1898. Sur le mode particulier de formation du pollen chez les Magnolia. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 127.
— 1899. Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Rev. gén. de Bot. Bd. 11.
— 1899. Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Arch. d'anat. microscop. Bd. 2.
— 1899. Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. Vol. jub. du cinquantenaire de la Soc. de Biol.
— 1899. Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 128.
— 1900. Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes. Compt. rend. Ac. Sc. Bd. 131.
— 1900. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. Sc. nat. Ser. VIII Bot. de Bd. 11.
— 1901. Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 133.
— 1901. La double fécondation dans le Najas major. Journ. de Bot. Bd. 15.
— 1901. La double fécondation chez les Rénonculacées. Journ. de Bot. Bd. 15.
— 1901. La double fécondation dans le mais. Journ. de Bot. Bd. 15.
— 1902. La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Bot. Bd. 16.
— 1902. La double fécondation chez les Crucifères. Journ. de Bot. Bd. 16.
— 1902. Sur la double fécondation chez les Crucifères. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 135.
— 1903. La formation et le développement de l'embryon chez l'Hypecoum. Journ. de Bot. Bd. 17.
— 1903. Remarques sur la formation du pollen chez les Asclépiadacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 137.
— 1904. La double fécondation chez les Malvacées. Journ. de Bot. Bd. 18.
— 1915. Nouvelles observations sur la formation du pollen chez certaines Monocotylédones. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 160.
— 1915. Sur la formation du pollen. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 160.
— 1917. Sur le développement et la structure de l'ovule chez les Apocynacées et les Asclépiadacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 165.
— 1922. Sur la fécondation et la polyembryonie des Vincetoxicum. Mém. de l'Ac. des Sc. Paris Bd. 57.

Guttenberg, H. v. 1905. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig.
— 1909. Zytologische Studien an Synchytriumgallen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46.
Guyénot, E. 1921. A quel moment a lieu la réduction chromatique? Compt. rend. Soc. phys. d'hist. nat. Genève Bd. 38.

H

Haase-Bessel, G. 1916. Digitalisstudien. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 16.
— 1921. Digitalisstudien II. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 27.
Haberlandt, G. 1887. Über die Beziehung zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena.
— 1889. Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkerns. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 98.
— 1893. Über die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 12.
— 1901. Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig.
— 1901. Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19.
— 1901. Über Reizleitung im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl. Bd. 21.
— 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss.
— 1914. Zur Physiologie der Zellteilung II. Sitz.-Ber. d. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss.
— 1919. Zur Physiologie der Zellteilung III. Mitteilung. Über Zellteilungen nach Plasmolyse. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 20.
— 1919. Zur Physiologie der Zellteilung IV. Mitteilung. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss.
— 1921. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. wiss. Bot. Bd. 2.
— 1921. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei Oenothera Lamarckiana. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 40.
— 1921. Zur Physiologie der Zellteilung VI. Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 8.
— 1921. Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 51.
— 1922. Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung und Adventivembryonie. Biol. Zentralbl. Bd. 42.
— 1922. Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 25.
— 1923. Zur Embryologie von Allium odorum. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 41.
— 1923. Über die Ursache des Ausbleibens der Reduktionsteilung in den Samenanlagen einiger parthenogenetischer Angiospermen. Sitz.-Ber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. Bd. 25.
— 1925. Über das Verhalten der Schließzellen gebürsteter Laubblätter von Alnus glutinosa. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
— 1925. Zur Embryologie und Zytologie von Allium odorum L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Habermann, Alfr. 1906. Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 20.
Habermehl, K. 1909. Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Diss. d. Techn. Hochsch. München.
Hacker, V. 1895. The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by botanists: A reply to Professor Strasburger. Ann. of Bot. Bd. 9.
— 1895. Zur Frage nach dem Vorkommen der Scheinreduktion bei den Pflanzen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46.
Hagedoorn, A. C. and A. L. 1917. Parthenogenese bij hoogere planten. Teysmannia Bd. 27.
— 1924. Parthenogenesis in Cucurbita. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 34.
Hague, S. 1911. A morphological study of Diospyros virginiana. Bot. Gazette Bd. 52.
Håkansson, A. 1921. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. Bot. Notiser.
— 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Lunds Univ. Årskr. N. F. Bd. 18.

Håkansson, A. 1924. Beiträge zur Zytologie eines Epilobiumbastards. Bot. Notiser.
— 1924. Über die Chromosomenzahl einiger Oenothera gigantea-Pflanzen. Hereditas Bd. 5.
— 1925. Zur Zytologie der Gattung Godetia. Hereditas Bd. 6.
Hall, J. G. 1902. A embryological study of Limnocharis emarginata. Bot. Gazette Bd. 33.
Hallier, H. 1905. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 23.
Hallquist, C. 1921. The inheritance of the flower colour and the seed colour in Lupinus angustifolius. Hereditas Bd. 2.
Halsted, B. D. 1887. Three nuclei in pollen grains. Bot. Gazette Bd. 12.
Hammond, H. S. 1898. The embryology of Oxalis corniculata. Ohio Nat. Bd. 8.
Hance, R. T. 1915. Pollen development and degeneration in Zebrina pendula, with special reference to the chromosomes. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 42.
— 1918. Variation in the number of somatic chromosomes in Oenothera scintillans de Vries. Genetics Bd. 3.
Hannig, E. 1911. Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora Bd. 102.
Hanstein, J. 1877. Die Parthenogenesis der Caelebogyne ilicifolia (nach gemeinschaftlich mit A. Braun angestellten Beobachtungen mitgeteilt). Bot. Abhandl. a. d. Gebiet d. Morph. u. Phys. III. Teil, Bd. 3.
Harlan, H. V. and Pope, M. N. 1925. Some cases of apparent single fertilization in barley. Am. Journ. of Botany Bd. 12.
Hartmann, O. 1919. Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nukleolus und zytologische Gleichgewichtszustände (Zellphysiologische Experimente an Pflanzen). Archiv f. Zellforsch. Bd. 15.
Hartmann, A. 1923. Zur Entwicklungsgeschichte und Biologie der Acanthaceen. Flora N. F. Bd. 16.
Harvey, L. H. 1917. Intra-microsporangial development of the tube in the microspore of Pinus sylvestris. Ann. Rep. Mich. Ac. Sc. Bd. 19.
— 1917. Polyembryony in Quercus alba. Ann. Rep. Mich. Ac. Sc. Bd. 19.
Häuser, R. 1916. Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. Beitr. z. allg. Bot. Bd. 1.
Heatley, M. A. 1916. A study of the life history of Trillium cernuum L. Bot. Gazette Bd. 61.
Hegelmaier, F. 1878. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime. Stuttgart.
— 1880. Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonenkeimträger. Bot. Zeitung.
— 1880. Zur Embryogenie und Endospermentwicklung von Lupinus. Bot. Zeitung Bd. 38.
— 1885. Untersuchungen über die Morphologie des Dikotylenendosperms. Nov. Act. d. Kgl. L. C. D. Ak. d. Naturf. Bd. 49.
— 1886. Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. Bot. Zeitung Bd. 44.
— 1889. Über den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitung Bd. 47.
— 1891. Über partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 9.
— 1897. Zur Kenntnis der Polyembryonie von Allium odorum L. Bot. Zeitung Bd. 55.
— 1901. Über einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19.
— 1903. Zur Kenntnis der Polyembryonie von Euphorbia dulcis Jacq. (purpurata Thuill.). Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.
Heilborn, O. 1918. Zur Embryologie und Zytologie einiger Carexarten. Svenska bot. Tidskr. Bd. 12.
— 1921. Notes on the cytology of Ananas sativus Lindl. and the origin of its parthenocarpy. Ark. f. Bot. Bd. 17.
— 1921. Taxonomical and cytological studies on cultivated ecuadorian species of Carica. Ark. f. Bot. Bd. 17.
— 1922. Die Chromosomenzahlen der Gattung Carex. Svensk bot. Tidskr. Bd. 16.
— 1924. Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus Carex. Hereditas Bd. 5.

Heimann-Winawer, P. 1919. Beiträge zur Embryologie von Colchicum autumnale L. Diss. Zürich, Freiburg i. B., Speyer und Kaerner.
Heinricher, E. 1911. Zur Frage nach den Unterschieden zwischen Lilium bulbiferum L. und Lilium croceum Chaix. Über die Geschlechtsverhältnisse des letzteren auf Grund mehrjähriger Kulturen. Flora Bd. 103.
— 1914. Untersuchungen über Lilium bulbiferum L., Lilium croceum Chaix und den gezüchteten Bastard Lil. sp. ♀ × L. croceum Chaix ♂. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Bd. 123.
— 1922. Über die Blüten und die Bestäubung bei Viscum cruciatum Sieb. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 40.
— 1925. Hygronastische Öffnungs- und Schließbewegungen bei den männlichen Blüten der Mistel (Viscum album L.). Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Heitz, E. 1925. Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung von Melandrium album. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
— 1925. Beitrag zur Zytologie von Melandrium. Arch. f. wiss. Bot. Bd. 1.
Helmgren, J. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte von Butomus umbellatus L. Svensk bot. Tidskr. Bd. 7.
Herms, W. B. 1907. Contribution to the life history of Asimina triloba. Ohio Naturalist Bd. 8.
Herrig, Fr. 1919. Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 37.
— 1922. Über Fragmentation und Teilung der Pollenschlauchkerne von Lilium candidum L. Beitr. z. allg. Bot. Bd. 2.
Hertwig, G. und P. 1922. Die Vererbung des Hermaphroditismus bei Melandrium. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre Bd. 28.
Herzberg-Fränkel, O. 1925. Untersuchungen über Faktorenkoppelung bei Antirrhinum majus. Diss. Berlin (Landwirtsch. Hochschule).
Herzfeld, St. 1922. Ephedra campylopoda Mey. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. Wiener Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Bd. 98.
Heuser. 1884. Beobachtungen über Zellkernteilung. Bot. Zentralbl. Bd. 18.
Heusser, K. 1915. Die Entwicklung der generativen Organe von Himantoglossum hircinum Spr. (= Loroglossum hircinum Rich.). Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. 1, Bd. 32. Diss. Zürich.
Heusser, C. 1919. Over de voortplantingsorganen van Hevea brasiliensis Müll. Arch. voor Rubbercultuur, Deel 3.
Hildebrand, F. 1908. Über Sämlinge von Cytisus Adami. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26a.
Hill, Th. G. 1900. The structure and development of Triglochin maritimum. Ann. of Bot. Bd. 14.
Himmelbauer, W. 1909. Eine blütenmorphologische und embryologische Studie über Datisca cannabina L. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 118, Abt. I.
— 1911. Einige Abschnitte aus der Lebensgeschichte von Ribes pallidum. Jahrb. d. Hamb. wiss. Anst. Bd. 29.
Hirase, S. 1894. Notes on the Attraction-Spheres in the pollencells of Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Bd. 8.
— 1895. Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. of the Coll. of sc. Univ. Tokyo Bd. 8.
— 1895. Etudes sur le Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 9.
— 1896. On the spermazoid of Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 10.
— 1897. Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von Ginkgo biloba. Bot. Zentralbl. Bd. 69.
— 1898. Etude sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. II. mém. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo Bd. 12.
— 1918. On the fertilization of Pinus Thunbergii, Parl. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 32.
— 1918. Further studies on the fertilization and embryogeny in Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 32.
— 1918. Nouvelles recherches sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 32.
Hoar, C. S. 1916. Sterility as the result of hybridization and the condition of Pollen in Rubus. Bot. Gazette Bd. 62.
Hof, C. 1898. Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Zentralbl. Bd. 75.
Hofmeister, W. 1849. Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig.

Hofmeister, W. 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 1.
— 1859. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem nur durch Zellenteilung wachsendem Endosperm. Abhandl. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. IV.
— 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotylen. Abhandl. der Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. VII.
Holferty, G. M. 1901. Ovule and embryo of Potamogeton natans. Bot. Gazette Bd. 31.
Holmgren, J. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte von Butomus umbellatus L. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 7.
— 1915. Die Entwicklung des Embryosackes bei Anthemis tinctoria. Svensk bot. Tidskr. Bd. 9.
— 1916. Apogamie in der Gattung Eupatorium. Svensk bot. Tidskr. Bd. 10.
— 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 59.
Honing, J. A. 1915. Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten. Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 12.
Horne, A. S. 1909. The structure and affinities of Davidia involucrata Baill. Trans. Linn. Soc. London Bd. 7.
Hottes, Ch. 1901. Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von Vicia faba. Diss. Bonn.
Howard, G. and Kashi, R. 1925. Studies in Indian tobaccos. IV. Parthenocarpy and parthenogenesis in two varieties of N. tabacum: var. Cuba and var. Mirodato. Mem. Dep. Agric. India. Bot. Ser. Bd. 13.
Howe, D. T. 1922. A preliminary notice concerning the development of the embryosac in Grindelia squarrosa. Proc. Nebraska Acad. Sc. Bd. 5.
d'Hubert, E. 1895. Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Ser. 8, Bd. 2.
Huie, L. 1897. Changes in the cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by Feeding with Eggalbumen. Quart. Journ. of micr. Sc. Bd. 39.
— 1899. Further study of cytological changes produced in Drosera. Quart. Journ. of micr. Sc. Bd. 42.
Hull, E. D. 1915. Polyembryony in Opuntia Rafinesquii. Am. Bot. Bd. 21.
Humphrey, J. 1894. Nukleolen und Chromosomen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 12.
— 1895. On some constituents of the cell. Ann. of Bot. Bd. 4.
— 1896. The development of the seed in the Scitamineae. Ann. of Bot. Bd. 10.
Humphrey, L. E. 1914. A cytological study of the stamens of Smilax herbacea. Ohio Naturalist Bd. 15.
Hunger, E. 1887. Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. Diss. Rostock.
Hunziker, J. 1920. Beiträge zur Anatomie von Rafflesia Patma Bl. Diss. Zürich.
Hus, H. T. A. 1904. Spindle formation in the pollenmorthercells of Cassia tomentosa L. Proc. Calif. Ac. of Sc. Ser. III, Bd. 2.
Huß. 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Diss. Zürich. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 20.
Hutchinson, A. H. 1914. The male gametophyte of Abies. Bot. Gazette Bd. 57.
— 1915. On the male gametophyte of Picea canadensis. Bot. Gazette Bd. 59.
— 1915. Fertilization in Abies balsamea. Bot. Gazette Bd. 59.
— 1917. Morphology of Keteleeria Fortunei. Bot. Gazette Bd. 63.
— 1924. Embryogeny of Abies. Bot. Gazette Bd. 77.
Hyde, E. 1909. The reduction division in the anthers of Hyacinthus orientalis L. Ohio Naturalist Bd. 9.

I

Ikeda, T. 1902. Studies in the physiological functions of the antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. I. Tricyrtis hirta. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo Bd. 5.
Ikeno, S. 1896. The spermazoid of Cycas revoluta. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 10.
— 1896. Vorläufige Mitteilung über die Kanalzellbildung bei Cycas revoluta. Bot. Zentralbl. Bd. 67.
— 1897. Vorläufige Mitteilung über die Spermatozoiden bei Cycas revoluta. Bot. Zentralbl. Bd. 69.

Ikeno, S. 1898. Zur Kenntnis des sogenannten zentrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauche der Cycadeen. Flora Bd. 85.
— 1898. Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32.
— 1901. Contribution à l'étude de la fécondation chez le Ginkgo biloba. Ann. d. Sc. nat. de Bot. VIII, 23.
— 1904. Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. Bd. 24.
— 1906. Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. Flora Bd. 96.
— 1910. Sind alle Arten der Gattung Taraxacum parthenogenetisch? Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 28.
— 1916. Notes sur les résultats de l'hybridization artificielles de quelques espèces du genre Salix. Bot. Magaz. Bd. 30.
— 1922. On hybridization of some species of Salix. Ann. of Bot. Bd. 36.
— 1924. Über einen Fall der mutativen Entstehung von letalen Faktoren im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. Bd. 44.
— 1924. Erblichkeitsversuche an einigen Sippen von Plantago major. Japanese Journ. of Bot. Bd. 1.
— 1924. Studien über die Vererbung der Blütenfarbe bei Portulaca grandiflora. Jap. Journ. of Bot. Bd. 2.
Ikeno, J. and Hirase, L. 1897. Spermatozoids in Gymnosperms. Ann. of Bot. Bd. 42.
Ishikawa, M. 1897. Die Entwicklung der Pollenkörner von Allium fistulosum L., ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. Journ. R. Coll. of Sc. Imp. Un. Tokyo Bd. 10.
— 1901. Über die Chromosomenreduktion bei Larix leptolepis Gord. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 11.
— 1910. Über die Zahl der Chromosomen von Gingko biloba L. Tokyo Bot. Magaz. Bd. 24.
— 1911. Zytologische Studien von Dahlien. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 25.
— 1911. The chromosome numbers of some species of Compositae. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 25.
— 1916. A list of the number of chromosomes. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 30.
— 1917. Über die Typen des Embryosackes der Angiospermen. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 31.
— 1918. Studies on the embryosac and fertilization in Oenothera. Ann. of Bot. Bd. 32.
— 1919. Über die Typen des Embryosackes der Angiospermen. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 33.
— 1921. On the Chromosomes of Lactuca. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 35.

J

Jaccard, P. 1894. Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica. Diss. Zürich.
Jacobson-Paley, R. 1920. Étude sur la pollinisation et l'embryologie du Swertia longifolia Boiss. Bull. Soc. bot. Genève.
— 1920. Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'Arum maculatum L. Bull. Soc. bot. Genève Bd. 12.
— 1920. Sur le suçoir de l'Arisarum vulgare Targ. Tozz. et le rôle de la région chalazienne du sac embryonnaire. Bull. Soc. Bot. Genève Bd. 12.
— 1920. Le periplasmodium dans les anthères de l'Arum maculatum. Bull. Soc. bot. Genève Bd. 12.
Jacobsson-Stiasny, E. 1913. Die spezielle Embryologie der Gattung Sempervivum im Vergleich zu den Befunden bei den andern Rosales. Denkschrift Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Bd. 99.
— 1914. Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceae. Sitz.-Ber. der Kais. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I. Bd. 123.
— 1914. Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, Bd. 123.
— 1916. Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit 16kernigen Embryosäcken. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien math.-naturw. Kl. I, Bd. 125.
— 1918. Zur Embryologie der Aristolochiaceae. Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. 95 B.

Janczewski, Ed. 1908. Sur les anthères stériles des grosseilliers. Bull. intern. de l'Ac. Sc. Cracovie.
Janssens, F. A. 1905. Evolution des auxocytes mâles du Batrochoseps attenuatus. La Cellule Bd. 22.
Jauch, B. 1918. Quelques points de l'anatomie et de la biologie des Polygalacées. Bull. Soc. bot. Genève. Ser. II, Bd. 10.
Jäger, L. 1899. Beiträge zur Kenntnis der Endospermbildung und zur Embryologie von Taxus baccata L. Flora Bd. 86.
Jänsch, O. 1905. Beitrag zur Embryologie von Ardisia crispa. A. Dc. Diss. Breslau.
Jeffrey, E. C. 1895. Polyembryony in Erythronium americanum. Ann. of Bot. Bd. 9.
— 1914. Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of de Vries. Bot. Gazette Bd. 58.
— 1915. Some fundamental morphological objections to the mutation theorie of de Vries. Am. Naturalist Bd. 49.
— 1916. Hybridism and the rate of evolution in Angiosperms. Am. Naturalist Bd. 50.
Jeffrey, E. C. and Chrysler M. A. 1907. The microgametophyte of the Podocarpineae. Am. Naturalist Bd. 41.
Jeffrey, E. C. and Torrey, R. E. 1916. Ginkgo and the microsporangial mechanism of the seed plants. Bot. Gazette Bd. 62.
Jodin. H. 1902. Sur la structure et le développement de l'ovaire chez les Nolanées. Compt. rend. Ac. fr. Av. Sc.
Joffé, R. 1896. Observations sur la fécondation des Bangiacées. Bull. Soc. Bot. France.
Johnsson, D. S. 1900. On the endosperm and embryo of Peperomia pellucida. Bot. Gazette Bd. 30.
— 1900. The embryosac of Peperomia pellucida. Proc. of the Am. Ass. Adr. of Sc. Bd. 49.
— 1900. On the development of Saururus cernuus. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 27
— 1902. The embryology and germination of the Genus Peperomia. Science N. S. Bd. 15.
— 1902. The development of the embryosac in Piper and Heckeria. John Hopkins Univ. Circ. Bd. 21.
— 1902. On the development of certain Piperaceae. Bot. Gazette Bd. 34.
— 1905. Seed development in the Piperaceae and its bearing on the relationship of the order. John Hopkins Univ. Circ. 178.
— 1907. An new type of embryosac in Peperomia. John Hopkins Univ. Circ. Nr. 3.
— 1910. Studies in the development of the Piperaceae. I. The suppression and extension of sporogenous tissue in the flower of Piper Betel L. var. monoicum C. DC. Journ. of Exp. zool. Bd. 9.
— 1914 Studies of the development of the Piperaceae. II. The structure and seed-development of Peperomia hispidula. Am. Journ. of Botany Bd. 1.
Johow, Fr. 1880. Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotylen. Diss. Bonn.
— 1885. Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens biologisch-morphologisch dargestellt. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 16.
— 1889. Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 20.
Jones D. F. 1918. Bearing of heterosis upon double fertilization. Bot. Gazette Bd. 65.
Jönsson, B. 1880. Om embryosäckens utveckling hos Angiosperma. Lunds Univ. Årskrift Bd. 16.
— 1881. Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling. Bot. Notiser.
— 1883. Polyembryoni hos Trifolium pratense L. Bot. Notiser.
Jørgensen, C. A. 1923. Studies on Callitrichaceae. Bot. Tidskr. Bd. 38.
— 1925. Zur Frage der systematischen Stellung der Callitrichaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64.
Jost, L. 1888. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitung.
Juel, H. O. 1897. Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Zytol. Stud. aus dem Bonner Bot. Inst. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.

Juel, H. C. 1898. Parthenogenesis bei Antennaria alpina (L.) Vorl. Mitt. Bot. Zentralbl. Bd. 74.
— 1900. Om apogamien hos Balanophora jämförd med Antennaria alpina. Bot. Notiser.
— 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 33.
— 1900. Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
— 1902. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina. Verh. d. Naturf.-Versamml. Helsingfors VII. Sekt. f. Bot. u. Flora Bd. 92.
— 1903. Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von Cynomorium. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 13.
— 1903. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina. Flora Bd. 92.
— 1904. Über den Pollenschlauch von Cupressus. Flora Bd. 93.
— 1904. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von Taraxacum. Ark. für Botanik Bd. 2.
— 1905. Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 39.
— 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. Act. R. Soc. Sc. Upsala Ser. IV Bd. 1.
— 1910. Cynomorium und Hippuris. Svenska Bot. Tidskr. Bd. 4.
— 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nov. art. reg. Soc. sc. Ups. Ser. 5 Bd. 2.
— 1915. Untersuchung über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56.
Juranyi, L. 1872. Über den Bau und Entwicklung des Pollens bei Ceratozamia longifolia. Pringsheims Jahrb. f. wiss, Bot. Bd. 8.
— 1882. Beiträge zur Kenntnis der Pollenentwicklung der Cycadeen und Coniferen. Bot. Zeitung Bd. 40.
— 1882. I. Über den Pollen der Gymnospermen. II. Beobachtungen über Kernteilung. Sitz.-Ber. d. Ung. Ak. d. Wiss.
Jurica, H. St. 1922. A morphological study of the Umbelliferae. Bot. Gazette Bd. 74.

K

Kallen, 1882. Verhalten der Plasmakörper in den Geweben von Urtica urens Flora Bd. 65.
Kanda, M. 1920. Field and laboratory studies of Verbena. Bot. Gazette Bd. 69.
Karpetschenko, G. D. 1923. The number of chromosomes and the genetic correlation of cultivated Cruciferae. Bull. applied Bot. Bd. 13.
— 1924. Gattungsbastarde: ♀-Raphanus sativus L. × ♂-Brassica oleracea L. Journ. f. Landw. Wiss. Moskau Bd. 1.
— 1924. Hybrids of ♀-Raphanus sativus × ♂-Brassica oleracea. Journ. of Genetics Bd. 14.
Karpoff, Wl. 1904. La caryocinèse dans les sommets des racines chez la Vicia faba. Unters. aus dem Mosk. landwirtsch. Inst. Bd. 10.
Karsten, G. 1892. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger Gnetumarten. Bot. Zeitung Jahrg. 50.
— 1893. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 6.
— 1902. Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. Flora Bd. 90.
— 1915. Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7.
— 1918. Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 10.
Kellicott, W. E. 1904. The daily periodicity of celldivision and of elongation in the root of Allium. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 31.
Kelly, J. P. 1920. A genetical study of flower form and flower color in Phlox Drummondii. Genetics Bd. 5.
Kenjiro, J. and Yoshinari, K. 1916. On the composition of the endosperm of Zea Mays hybrids. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 30.
Kershaw, M. E. 1909. Further observations on the structure of the ovules of Myricaceae and allied groups. Ann. of Bot. Bd. 23.

Kershaw, M. E. 1909. The structure and development of the ovule of Myrica Gale. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1909. Note on the relationship of the Julianaceae. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1912. Structure and development of the ovule of Bowenia spectabilis. Ann. of Bot. Bd. 26.
Kiehn, C. 1917. Die Nukleolen von Galtonia candicans Decsne. Diss. Marburg.
Kihara, H. 1919. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. Species-Bastarde des Weizens und Weizen-Roggen-Bastard. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 32.
— 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. II. Chromosomenzahlen und Verwandtschaftsverhältnisse unter Avenaarten. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 33.
— 1921. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. III. Über die Schwankungen der Chromosomenzahlen bei den Speziesbastarden der Triticumarten. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 35.
— 1924. Zytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.
— 1925. Weitere Untersuchungen über die pentaploiden Triticum-Bastarde. I. Japanese Journ. of Bot. Bd. 2.
Kihara, H. and Ono, T. 1923. Cytological studies on Rumex. I. Chromosomes of Rumex acetosa L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 37.
— — 1923. Cytological studies on Rumex L. II. On the relation of chromosome number and sexes in Rumex acetosa L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 37.
— — 1925. The sex chromosomes of Rumex acetosa. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 39.
Kildahl, N. J. 1907. Development of the walls in the proembryo of Pinus Laricio. Bot. Gazette Bd. 44.
— 1908. The morphology of Phyllocladus alpina. Bot. Gazette Bd. 46.
Kindler, Th. 1914. Gametophyt und Fruchtansatz bei Ficaria ranunculoides. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 64.
King, G. 1887. On the fertilization of Ficus hispida: a problem in vegetable physiology. Sc. Mem. by med. of the army in India.
Kirchner, O. 1904. Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
Kirkwood, J. E. 1905. The comparative embryology of the Cucurbitaceae. Bull. of the New York Bot. Gard. Bd. 3.
— 1906. The pollentube in some of the Cucurbitaceae. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 33.
— 1907. Some features of pollenformation in the Cucurbitaceae. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 34.
Kisser, J. 1922. Amitose, Fragmentation und Vakuolisierung pflanzlicher Zellkerne. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 131.
Klieneberger. 1918. Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 35.
Klugh, A. B. 1904. The fertilization of Calopogon pulchellus. Ottawa Naturalist Bd. 18.
Knischewski. 1906. Beitrag zur Morphologie von Thuja occidentalis. Diss. Zürich.
Kny, L. 1889. Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 7.
— 1896. Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidenwände in sich teilenden Pflanzenzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 14.
— 1902. Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidenwände in sich teilenden Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.
Koch, L. 1878. Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. Heidelberg.
— 1882. Die Entwicklung des Samens von Monotropa hypopitys. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 13.
— 1887. Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. Heidelberg.
Koeppen, O. W. 1887. Über das Verhalten des Zellkernes im ruhenden Samen. Diss. Leipzig.
Koernicke, M. 1897. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum mit besonderer Berücksichtigung der Kernbildungen. Diss. Bonn.

Koernicke, M. 1901. Studien an Embryosackmutterzellen. Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk.
— 1901. Über Ortsveränderungen von Zellkernen. Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk. Bonn.
— 1903. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.
— 1905. Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 23.
— 1906. Zentrosomen bei Angiospermen? Flora Bd. 96.
— 1915. Die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Gewächsen und ihre Bedeutung für die Nachkommenschaft. Beitr. z. Pflanzenzucht.
Kojima, H. 1925. On the meiosis and chromosome number in different races of Solanum Melongena L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
Komuro, H. 1922. Preliminary note on the cells of Vicia faba modified by Röntgen-rays and their resemblance to tumour cells. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 36.
— 1923. Studies in the effect of Röntgen-rays upon the development of Vicia faba. Journ. of Coll. of Agr. Imp. Univ. of Tokyo Bd. 8.
— 1924. Cytological and physiological changes in Vicia faba irradiated with Röntgen-rays. Bot. Gazette Bd. 77.
— 1924. The cells of Vicia faba modified by Röntgen-rays, and their resemblance to malignant tumour cells with the cytological observations of tumours. Japan. Journ. of Bot. Bd. 2.
Koorders, S. H. 1896. Morphologische und physiologische Embryologie von Tectona grandis L. Englers Jahrb. f. syst. Bot.
Kozhukhow, S. 1925. Karyotypische Eigentümlichkeiten der kultivierten Cucurbitaceae. Bull. of appl. Bot. and plant breeding Bd. 14.
Kratzer, J. 1917. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung (mit spezieller Berücksichtigung der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen). Flora N. F. Bd. 10.
Kusano, S. 1915. Experimental studies on the embryonal development in an angiosperm. Journ. Coll. Agric. Tokyo Bd. 6.
— 1916. Experimental studies on the embryonal development in an angiosperm. Journ. Coll. Agric. Tokyo Bd. 51.
Küster, E. 1907. Über die Beziehungen der Lage des Zellkernes zu Zellenwachstum und Membranbildung. Flora Bd. 97.
— 1921. Über Schwellungsdeformationen bei pflanzlichen Zellkernen. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 38.
Kuwada, Y. 1910. A cytological study of Oryza sativa L. Tokyo bot. Magaz. Bd. 24.
— 1911. Maiosis in the pollenmothercells of Zea Mays L. Tokyo bot. Magaz. Bd. 25.
— 1915. Über die Chromosomenzahl von Zea Mays L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 29.
— 1919. Die Chromosomenzahl von Zea Mays. Ein Beitrag zur Hypothese der Individualität der Chromosomen und zur Frage über die Herkunft von Zea Mays. Journ. of the Coll. of sc. Tokyo Bd. 39.
— 1921. On the so-called longitudinal split of chromosomes in the telophase (P. N.). Bot. Magaz. Tokyo Bd. 35.
— 1925. On the number of chromosomes in Maize. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
Kuyper, J. 1914. Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei Theobroma Cacao. Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 11.

L

Lagerberg, T. 1906. Über die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von Adoxa moschatellina. Bot. Studier tillägn. Kjellmann, Upsala.
— 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. Kgl. Svenska Vet. Handl. Bd. 44.
Laibach, Fr. 1907. Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. 1, Bd. 22.
— 1922. Über Heterostylie bei Linum. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 27.
Land, W. J. G. 1900. Double fertilization in Compositae. Bot. Gazette Bd. 30.
— 1902. A morphylogical study of Thuja. Bot. Gazette Bd. 34.
— 1904. Spermatogenesis and oogenesis in Ephedra trifurca. Bot. Gazette Bd. 38.
— 1907. Fertilization and embryogeny in Ephedra. trifurca. Bot. Gazette Bd. 44.

Lang, F. X. 1901. Untersuchungen über die Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora Bd. 88.
Lang, W. H. 1897. Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia. I. The microsporangia of Stangeria paradoxa. Ann. of Bot. Bd. 11.
— 1900. Studies in the development and morphology of Cycadean sporangia: II. The ovule of Stangeria paradoxa. Ann. of Bot. Bd. 14.
Langlet, O. F. J. 1925. On the embryology of Adenostyles. Svensk bot. Tidskr. Bd. 19.
Lantis, V. 1912. Development of the microsporangia and microspores of Abutilon Theophrasti. Bot. Gazette Bd. 54.
Lary de Latour, E. 1908. Sur les particularités cytologiques du développement des cellules mères du pollen de l'Agave attenuata. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 146.
Latter, Joan. 1925. A preliminary note on the pollen development of Lathyrus odoratus. Brit. Journ. exp. Biol. Bd. 2.
Laurent, M. 1903. Sur le développement de l'embryon des joncées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 137.
— 1903. Sur la formation de l'œuf et la multiplication d'une antipode chez les joncées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 137.
— 1904. Recherches sur le développement des joncées. Ann. d. Sc. nat. de Bot. (8) Bd. 19.
Laurent, V. 1923. Zur Entwicklungsgeschichte von Corytoloma cyclophyllum Dusén n. sp. inedit. Svensk bot. Tidskr. Bd. 17.
Lavdowsky. 1894. Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte Bd. 4.
Laviallle, P. 1911. Observations sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. Bull. Soc. Bot. de France Bd. 58.
— 1912. Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. Ann. d. Sc. nat. de Bot. IX, Ser. Bd. 15.
— 1922. Sur le rôle digestive de l'épiderme interne du tégument ovulaire des Composées. Bull. Soc. Bot.
— 1925. Sur le sac embryonnaire des Dipsacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.
— 1925. Sur les antipodes et la région chalazienne de l'ovule des Dipsacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.
— 1926. Le développement de l'anthère et du pollen chez Knautia arvensis Coult. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 182.
Lawson, A. A. 1898. Some observations on the development of the karyokinetic spindle in the pollenmothercells of Cobaea scandens Cav. Proc. Calif. Ac. Sc. III. Ser., Bd. 1.
— 1900. Origin of the cones of the multipolar spindle in Gladiolus. Bot. Gazette Bd. 30.
— 1903. Studies in spindle formation. Bot. Gazette Bd. 36.
— 1903. On the relationships of the nuclear membrane to the protoplast. Bot. Gazette Bd. 35.
— 1904. The gametophytes, archegonia, fertilization and embryo of Sequoia sempervirens. Ann. of Bot. Bd. 18.
— 1904. The gametophytes, fertilization and embryo of Cryptomeria japonica. Ann. of Bot. Bd. 18.
— 1907. The gametophytes and embryos of the Cupressineae with special reference to Libocedrus decurrens. Ann. of Bot. Bd. 21.
— 1907. The gametophytes, fertilization and embryo of Cephalotaxus drupacea. Ann. of Bot. Bd. 21.
— 1909. The gametophytes and embryo of Pseudotsuga Douglasii. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1910. The gametophytes and embryo of Sciadopitys verticillata. Ann. of Bot. Bd. 24.
— 1911. The phase of the nucleus known as Synapsis. Transact. R. Soc. Edinburgh. Bd. 47.
— 1911. Nuclear osmosis as a factor in mitosis. Transact. R. Soc. Edinburgh. Bd. 48.
— 1912. A study in chromosome reduction. Transact. R. Soc. Edinburgh. Bd. 48.
— 1918. The gametophyte generation of the Psilotaceae. Transact. R. Soc. Edinburgh. Bd. 52.

Leavitt, R. G. 1901. Notes on the embryology of some New England Orchids. Rhodora Bd. 3.
Leavitt, R. G. and Spalding, L. J. 1905. Parthenogenesis in Antennaria. Rhodora Bd. 7.
Lechmere, A. E. 1910. Two embryosacmothercells in the ovule of Fritillaria. New Phytol. Bd. 9.
Leclerc du Sablon, M. 1908. Structure et développement de l'albumen du Caprifiguier. Rev. gén. de Bot. Bd. 20.
— 1910. Sur la théorie des mutations périodiques. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 151.
— 1910. De la nature hybride de l'Oenothère de Lamarck. Rev. gén. de Bot. Bd. 22.
Lee, A. B. 1912. La structure des chromosomes et du noyau au repos chez Paris quadrifolia. La Cellule Bd. 28.
— 1920. The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. Quart. Journ. micr. Sc. Bd. 65.
Leidicke, J. W. 1903. Beiträge zur Embryologie von Tropaeolum majus. Diss. Breslau.
Lenoir, M. 1922. Les nucléoles pendant la prophase de la cinèse II du sac embryonnaire du Frittilaria imperialis L. Compt. rend. Ac. Fr. Bd. 175.
— 1923. Sur l'existence de deux variétés de chromatines dans le noyau des cellules des plantes vasculaires. Compt. rend. Soc. Biol. Bd. 88.
— 1923. Le matériel nucléolaire pendant la télophase de la cinèse somatique dans la nucelle chez Fritillaria imperialis L. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 176.
— 1925. La télophase de la division I dans le sac embryonnaire du Fritillaria imperialis L. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.
Lesley, J. W. and Mann, M. C. 1925. Triploidy in the Tomato. Science Bd. 61.
Levine, M. 1916. Somatic and reduction divisions in certain species of Drosera. Mem. New York Bot. Gard. Bd. 6.
— 1924. A comparative cytological study of the neoplasms of animals and plants Proc. Soc. Exper. Biol. and Med. Bd. 21.
Lewis, A. C. 1901. Contributions to the knowledge of the physiology of karyokinesis. Bot. Gazette Bd. 32.
Lewis, C. E. 1904. Studies on some anomalous dicotyledonous plants. Bot. Gazette Bd. 37.
Lewis, J. F. 1905. Notes on the development of Phytolacca decandra L. John Hopkins Univ. Circ. Bd. 178.
— 1907. The behaviour of the chromosomes in Pinus and Thuja. Proc. Ind. Ac. Soc.
— 1908. The behaviour of the chromosomes in Pinus and Thuja. Ann. of Bot. Bd. 22.
Lewitzky, G. 1925. On the phenomenon of abortion in the organs of reproduction of Asparagus officinalis L. Bull. of applied Botany and Plant breeding Bd. 14.
— 1925. Karyotypische Eigentümlichkeiten der kultivierten Cucurbitaceae. Bull. of applied Botany and Plant breeding Bd. 14.
Licent, E. 1921. Sur la structure et l'évolution du noyau dans les cellules du méristème de quelques Euphorbiacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 172.
Lidforss, B. 1897. Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Act. reg. Soc. Phys. Lund Bd. 8.
Liehr, O. 1916. Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Zytologie zu erkennen? Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 13.
Light, K. E. 1924. The ovule and the development of the female gametophyte of Macrozamia Fraseri. Ann. of Bot. Bd. 38.
Lindhard, E. 1923. Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. Begrannungskomplikationen bei compactum-Heterozygoten. Hereditas. Bd. 4
Litardière, R. de. 1913. Sur les phénomènes de la métaphase, de l'anaphase et de la télophase dans la cinèse somatique du Hyacinthus orientalis L. Bull. Soc. Bot. France Bd. 60.
— 1921. Remarque au sujet de quelques processus chromosomiques dans les noyaux diploïdiques du Podophyllum peltatum L. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 172.
— 1922. Note à propos du nombre des chromosomes chez le Senecio vulgaris L. Bull. Soc. Bot.
— 1925. Sur l'existence de figures diploïdes dans le méristème radiculaire du Cannabis sative L. La. Cellule Bd. 35.
— 1925. Le phénomène de cytomixis dans les microsporophytes du Podophyllum peltatum. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 180.

Ljungdahl, H. 1922. Zur Zytologie der Gattung Papaver. Svensk bot. Tidskr. Bd. 16.
Lloyd, F. E. 1899/1902. The comparative embryology of the Rubiaceae. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 8.
— 1902. Tetradeformation in the Rubiaceae. Ann. N. Y. Ac. Sc. Bd. 14.
— 1904. The pollen tube in the Cucurbitaceae and Rubiaceae. Contr. from the Dep. of Bot. of Columb. Univ.
— 1905. The course of pollen tube in Houstomia, a preliminary note. Torreya Bd. 5.
— 1910. Development and nutrition of the embryon, seed and caspel in the date, Phoenix dactylifera L. Rep. Mo. Bot. Gard. Bd. 21.
— 1916. The embryosac and pollengrain as collodial systems. Mem. New York Bot. Gard. Bd. 6.
Longley, A. E. 1924. Cytological studies in the genus Crataegus. Am. Journ. of Botany Bd. 11.
— 1924. Cytological studies in the genus Rubus. Am. Journ. of Botany Bd. 11.
— 1924. Chromosomes in maize and maize relatives. Journ. Agric. Research. Bd. 28.
Longley, A. E. and Darrow, G. M. 1924. Cytological studies of diploid and polyploid forms in raspberries. Journ. Agric. Research. Bd. 27.
Longo, B. 1898. Ancora su la pretesa „cromatolisi" nei nuclei normali vegetali. Riposta al Prof. Dott. F. Cavara.
— 1898. Esiste cromatolisi nei nuclei vegetali? Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 7.
— 1898. Un nuovo carattere di affinità tra le Calycanthaceae e le Rosaceae desunto dall' embriologia. Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 7.
— 1898. Osservazioni sulle Calycanthaceae. Annuario d. R. Ist. Bot. di Roma Bd. 11.
— 1899. Contribuzione alla cromatolisi (picnosi) nei nuclei vegetali. Annuario del R. Ist. Bot. di Roma.
— 1901. La mesogamia nella communa Fucca (Cucurbita Pepo L.). Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 10.
— 1901. Sul significato del percorso endotropico del tubetto pollinico. Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 10.
— 1903. Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. Rend. d. R. Acc. d. Lincei.
— 1903. La nutrizione dell' embrione delle Cucurbita operata per mezzo del tubetto pollinico. Ann. di Bot. Bd. 1.
— 1903. Aggiunta alla nota: La nutrizione dell' embrione delle Cucurbita operata per mezzo del tubetto pollinico. Ann. di Bot. Bd. 1.
— 1905. Acrogamia aporogama nel Fico domestico (Ficus carica L.). Ann. di Bot. Bd. 3.
— 1907. Nuove ricerche sulla nutrizione dell' embrione vegetale. Rend. d. R. Acc. d. Lincei Bd. 16.
— 1908. La poliembrionia nello Xanthoxylum Bungei Planch. senza fecondazione. Bull. Soc. bot. ital.
— 1909. La partenocarpia nel Diospyros virginiana L. Rend. d. R. Acc. d. Lincei Roma Bd. 18.
— 1909. Osservazioni e ricerche sul Ficus Carica L. Ann. di Bot. Bd. 7.
— 1910. La partenocarpia nello Schinus molle L. Atti. Acc. d. Lincei Roma, Serie II, Bd. 19.
— 1910. Ricerche su le Impatiens. Ann. di Bot. Bd. 8.
— 1911. Su la pretesa esistenza del micropilo nel Ficus Carica L. Ann. di Bot. Bd. 9.
— 1914. Ricerche sopra una varietà di Crataegus Agarolus L. ad ovuli in parti sterili. Nuovo Gin. bot. ital. Bd. 21.
Loprione, G. 1895. Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28.
— 1905. Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von Araucaria Bidwillii Hook. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 23.
Lötscher, P. K. 1905. Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora Bd. 94.
Lotsy, J. G. 1899. Contributions to the life history of the genus Gnetum. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Serie II, Bd. 1.
— 1899. Balanophora globosa Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 16.
— 1900. Contributions to the life history of the genus Gnetum. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 16.

Lotsy, J. G. 1901. Rhopalocnemis phalloides Jungh. a morphological-systematical study. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 17.
— 1903. Parthenogenesis bei Gnetum ula Brogn. Flora Bd. 92.
Lubbock, J. A. 1892. A contribution to our knowledge of seedlings. 2. London.
Lubimenko, W. et Maige, A. 1907. Sur les variations de volume du noyau, de la masse chromatique et de la cellule au cours du développement du pollen de Nymphaea alba et Nuphar luteum. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 144.
— — 1907. Recherches cytologiques sur le développement des cellules mères du pollen chez les Nymphéacées. Rev. gén. d. Bot. Bd. 19.
Lundegårdh, H. 1909. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen Pflanzen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 3.
— 1910. Über Kernteilung in den Wurzelspitzen von Allium cepa und Vicia faba. Svensk bot. Tidskr. Bd. 4.
— 1910. Über Protoplasmastrukturen in Wurzelmeristemzellen von Vicia faba Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48.
— 1912. Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 51.
— 1912. Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 80.
— 1912. Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.
— 1912. Die Morphologie des Kerns und der Teilungsvorgänge bei höheren Organismen. Ark. f. Bot. Bd. 12.
— 1912. Chromosomen, Nukleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 11.
— 1914. Zur Mechanik der Kernteilung. Svenska bot. Tidskr. Bd. 8.
— 1915. Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung. Arch. f. Zellforsch. Bd. 13.
— 1921. Zelle und Zytoplasma. Berlin.
Lundström, A. N. 1879. Jaktagelser of celldelning på lefvande material. Bot. Notiser.
Lundquist, G. 1915. Die Embryosackentwicklung von Pedicularis sceptrum carolinum L. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7.
Lutz, A. M. 1907. A preliminary note on the chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its mutants, Oe. gigas. Science N. S. Bd. 26.
— 1908. Chromosomes of the somatic cells of the Oenotheras. Science N. S. Bd. 27.
— 1909. Notes on the first generation hybrid of Oenothera lata × Oe. gigas. Science N. S. Bd. 29.
— 1912. Triploid mutants in Oenothera. Biol. Zentralbl. Bd. 32.
— 1916. Oenothera mutants with diminutive chromosomes. Am. Journ. of Botany Bd. 3.
— 1917. Fifteen- and sixteen-chromosome Oenothera mutants. Am. Journ. of Botany Bd. 4.
— 1917. Characters indicative of the number of somatic chromosomes present in Oenothera mutants and hybrids. Am. Naturalist Bd. 51.
Lyon, F. M. 1898. A contribution to the life history of Euphorbia corollata. Bot. Gazette Bd. 25.
Lyon, H. L. 1901. Preliminary note on the embryogeny of Nelumbo. Science N. S. Bd. 13.
— 1901. Observations on the embryogeny of Nelumbo. Minnesota Bot. Studies Bd. 2.
— 1904. The embryogeny of Ginkgo. Minn. Bot. Studies Bd. 3.

M

MacAllister, F. 1909. The development of the embryosac of Smilacina stellata. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1913. On the cytology and embryology of Smilacina racemosa. Transact. Wisconsin Ac. Sc. Arts and Lett. Bd. 17.
— 1914. The development of the embryosac in the Convallariaceae. Bot. Gazette Bd. 58.
MacAvoy. 1912. The reduction division in Fuchsia. Ohio Naturalist Bd. 13.
— 1913. The reduction division in the microsporocytes of Oenothera biennis. Ohio Naturalist Bd. 14.

MacComb, A. 1910. The development of the karyokinetic spindle in vegetative cells of higher plants. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 27.
MacDougal, D. T. 1911. Alterations in heredity induced by ovarial treatments. Bot. Gazette Bd. 51.
MacFarlane, J. M. 1902. Current problems in plant cytology. Contrib. from the Bot. Lab. Univ. of Pennsylv. Bd. 2.
MacKenney, R. E. 1898. Observations on the development of some embryosacs. Publ. Univ. Pennsylv. N. S. Bd. 5.
MacLean, R. C. 1914. Amitosis in the parenchyma of water plants. Proc. Cambridge phil. Soc. Bd. 17.
MacMillan, C. 1892. The embryosac of the Metaspermae. Bot. Gaz. Bd. 17.
MacPhee, H. C. 1924. Meiotic cytokinesis of Cannabis. Bot. Gazette Bd. 78.
Macpherson, G. E. 1921. Comparison of development in Cuscuta and Convolvulus. Bot. Gazette Bd. 71.
Macré, M. 1919. Sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 168.
Magnus, W. 1900. Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia nidus avis L. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
— 1913. Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora Bd. 105.
Maige, A. 1909. Sur la formation des chromosomes hétérotypiques chez l'Asphodelus microcarpus. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 149.
— 1914. Formation des chromosomes hétérotypiques chez l'Asphodelus microcarpus. Rev. gén. de Bot. Bd. 25.
Mainx, F. 1923. Über künstliche Beeinflussung des Kernteilungsvorganges. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 41.
— 1925. Versuche über die Beeinflussung der Mitose durch Giftstoffe. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Bd. 41.
Malte, M. O. 1908. Om cellkärnans byggnad hos Euphorbiaceerna. Bot. Notiser, Heft 1.
— 1910. Embryologiska och cytologiska undersökningar öfver Mercurialis annua L. Diss. Lund.
Maneval, W. E. 1914. The development of Magnolia and Liriodendron, including a discussion of the primitiveness of the Magnoliaceae. Bot. Gazette Bd. 57.
Mann, G. 1891. Development of the macrosporangium in Myosurus minimus L. Transact. and Proc. Bot. Soc. of Edinburgh Bd. 19.
— 1892. The embryosac of Myosurus minimus L. Transact. and Proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh Bd. 29.
— 1892. The embryosac of angiosperms is a sporocyte and not a macrospore. Ann. Rep. B. A. A. S.
MannLesley, M. 1925. Chromosomal chimeras in the Tomato. Am. Naturalist Bd. 59.
Markle, M. S. 1911. Two pine gametophytes in one ovule. Proc. Indiana Ac. Sc. 1910/11.
Marshall-Waod, H. 1880. A contribution to our knowledge of the embryosac in angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. Bd. 17.
Martens, P. 1922. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames. I. Paris quadrifolia L. La Cellule Bd. 32.
— 1923. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames. I. Paris quadrifolia L. La Cellule Bd. 32.
— 1925. Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. II. Listera ovata. La Cellule Bd. 36.
Martin, G. W. 1892. Development of the flower and embryosac in Aster and Solidago. Bot. Gazette 17.
Martin, J. N. 1914. Comparative morphology of some Leguminosae. Bot. Gazette Bd. 58.
Martins, Mano, Th. 1904. Nucléole et chromosomes dans le méristème radiculaire de Solanum tuberosum et Phaseolus vulgaris. La Cellule Bd. 31.
Martins, T. 1909. La macrosporogénèse dans le Funkia ovata. Broteria sér. Bot. Bd. 8.
Mascré, M. 1919. Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 168.
— 1925. Sur le plasmodium staminal des Commélinacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 181.

Massart. 1898. La cicatrisation chez les végétaux Mém. couronnés et autres Mém. publ. par l'Ac. R. de Belge Bd. 7.
— 1902. Sur la pollination sans fécondation. Bull. du Jardin bot. de l'Etat à Bruxelles Bd. 5.
Matruchot, L. et Molliard, M. 1900. Certains phénomènes présentés par les noyaux sous l'action du froid. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 160.
— — 1900. Modifications de structure observées de la cellule subissant la fermentation propre. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 130.
— — 1902. Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales. Rev. gén. de Bot. Bd. 14.
— — 1103. Recherches sur la fermentation propre. Rev. gén. de Bot. Bd. 15.
Maury, P. 1886. Observations sur la pollinisation et la fécondation des Verbascum. Bull. Soc. Bot. de France Bd. 33.
Maybrook, A. C. 1917. On the haustoria of Pedicularis vulgaris Tournef. Ann. of Bot. Bd. 31.
Mellink, J. F. A. 1880. Over de ontwikkeling van den kiemzak bij Angiospermen. Diss. Leiden.
Merl, E. M. 1915. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen. Flora N. F. Bd. 8.
Merriman, M. L. 1904. Vegetative celldivision in Allium. Bot. Gazette Bd. 37.
Merrell, W. D. 1900. A contribution to the life history of Silphium. Bot. Gazette Bd. 29.
Merz, M. 1897. Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularien. Flora Bd. 84.
Meunier, A. 1897. Le développement séminal dans le genre Veronica. La Cellule Bd. 12.
Meuré, M. 1919. Nouvelles remarques sur le rôle de l'assise nourricière du pollen. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 168.
Meurman, O. 1925. The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. Soc. Scient. Fennica Comment. Biol. Bd. 2.
Meyer, A. 1918. Die biologische Bedeutung der Nukleolen. Zool. Anzeiger Bd. 49.
Meyer, K. 1910. Untersuchungen über Thismia clandestina. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou N. S. Bd. 23.
— 1925. Über die Entwicklung des Pollens bei Leontodon autumnalis L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Meyer, K. J. 1925. Parthenogenesis bei Thismia javanica im Lichte der Haberlandtschen Anschauung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Michaelis, P. 1925. Zur Zytologie und Embryoentwicklung von Epilobium. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Michell, M. R. 1915. The embryosac and embryo of Striga lutea. Bot. Gazette Bd. 59.
— 1916. The embryosac of Richardia africana kth. Bot. Gazette Bd. 61.
Miehe, H. 1899. Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Zentralbl. Bd. 78.
— 1901. Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora Bd. 88.
Millardet, M. A. 1894. Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. d. Sc. phys. et nat. de Bordeaux Bd. 4.
— 1901. Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Rev. de viticulture.
Minchin, E. A. 1916. The evolution of the cell. Am. Naturalist Bd. 50.
Miyaji, Y. 1913. Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen Violaarten. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 27.
Miyake, K. 1898. On the spermatozoid of Ginkgo. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 12.
— 1902. The spermazoid of Ginkgo. Journ. of Appl. microsc. and lab. Meth. Bd. 5.
— 1903. On the development of the sexual organs and fertilization in Picea excelsa. Ann. of Bot. Bd. 17.
— 1903. Contributions to the fertilization and embryogeny of Abies balsamea. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 14.
— 1905. On the spermatozoids of Cycas revoluta Th. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 19.
— 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Histol. Beitr. z. Vererbungsfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
— 1906. Über die Spermatozoiden von Cycas revoluta. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24.
— 1906. Recent views on reduction division. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 20.

Miyake, K. 1908. The development of gametophytes and embryogeny of Cunninghamia (Preliminary note). Bot. Magaz. Tokyo Bd. 22.
— 1910. The development of the gametophytes and embryogeny in Cunninghamia sinensis. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 27.
Miyake, K. and Yasui, K. 1911. On the gametophytes and embryo of Pseudolarix. Ann. of Bot. Bd. 25.
Miyoshi, M. 1896. Remarks on Mr. Hirase's spermatozoids of Ginkgo biloba. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 10.
Modilewski, J. 1908. Zur Samenbildung einiger Urticifloren. Flora Bd. 98.
— 1908. Zur Embryobildung von Gunnera chilensis. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26a.
— 1909. Zur Embryobildung von Euphorbia procera. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 27.
— 1909. Zur Embryobildung einiger Onagraceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 27.
— 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 28.
— 1911. Über die anomale Embryosackentwicklung bei Euphorbia palustris L. und andern Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
— 1918. Cytological and embryological studies on Neottia Nidus avis. Kiew.
— 1925. Zur Kenntnis der Polyembryonie von Allium odorum. Bull. Jard. Bot. Kieff.
Mol, W. E. de 1921. L'Hyacinthus orientalis L. Un bon objet d'étude cytologique. Arch. Néerl. Sc. exact. et nat. Ser. III, B., Bd. 4.
— 1921. De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'Hyacinthus orientalis L. dans les cultures hollandaises. Arch. Néerl. Sc. exact. et nat. Ser. III, B, Bd. 4.
— 1922. On hypotriploid Dwarf-hyacinths derived from triploid dutch varieties through somatic variation. Proc. Kgl. Ak. v. Wetensch. Amsterdam Bd. 24.
— 1922. Over het ontstaan van hypotriploide dwerghyacinthen uit triploide Hollandsche varieteiten door somatische variatie. Verslag van de gewone Vergaderingen der wis- en naturkundige Afdeeling. Bd. 30.
— 1922. The disappearance of the diploid an triploid magnicoronate Narcissi from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploid forms. Proc. Kgl. Ak. Wetensch. Amsterdam Bd. 25.
— 1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. Genetica Bd. 5.
Molisch, H. 1899. Über Zellkerne besonderer Art. Bot. Zeitung Bd. 57.
— 1901. Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Bot. Zeitung.
Molliard, M. 1893. Note sur les particularités que présentent les fleurs doubles du Petunia hybrida. Bull. de la Soc. Bot. de France Bd. 40.
— 1895. Sur le sort des cellules antipodes chez le Knautia arvensis Coult. Bull. de la Soc. Bot. de France.
— 1897. Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. de Bot. Bd. 9.
— 1900. Sur quelques caractères histologiques des cécidies produites par l'Heterodera radicicola Greff. Rev. gén. de Bot. Bd. 12.
Montanelli, R. 1907. Sulla divisione delle cellule madri del polline nelle Cucurbitaceae. N. Pr. Boll. Soc. Bot. Ital.
Moore, J. E. S. 1895. On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot. Bd. 9.
Moreau, F. 1914. Note sur quelques anomalies des fleurs mâles de „Bryonia dioica". Bull. Soc. bot. Deux-Serres.
Morgan, Th. H. 1921. Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim, Berlin.
Morkowski, A. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Pedilanthus. Diss. Halle.
Morse, W. C. 1907. Contribution to the life history of Cornus florida. Ohio Naturalist Bd. 8.
Mottier, D. M. 1892. On the development of the embryosac of Arisaema triphyllum. Bot. Gazette Bd. 17.
— 1892. On the Archegonium and apical growth of the stem in Tsuga canadensis and Pinus sylvestris. Bot. Gazette Bd. 17.
— 1893. Development of the embryosac in Acer rubrum. Bot. Gazette Bd. 18.
— 1893. On the embryosac and embryo of Senecio aureus L. Bot. Gazette Bd. 18.
— 1895. Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. Bot. Gazette Bd. 20.
— 1897. Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31.

Mottier, D. M. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Kernlung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
— 1897. Über die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von Allium. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 15.
— 1899. The effect of centrifugal-force upon the cell. Ann. of Bot. Bd. 13.
— 1903. The behaviour of the chromosomes in the sporemothercells of higher plants and the homology of the pollen and embryosacmothercells. Bot. Gazette Bd. 35.
— 1905. The embryology of some anomalous dicotyledons. Ann. of Bot. Bd. 19.
— 1907. The development of the heterotypic chromosomes in pollenmothercells. Ann. of Bot. Bd. 21.
— 1908. Some anomalies in the female gametophyte of Pinus. Proc. Ind. Ac. Sc.
— 1910. Nuclear phenomena of sexual reproduction in angiosperms. Am. Naturalist Bd. 44.
— 1914. Mitosis in the pollenmothercells of Acer Negundo L. and Staphylea trifolia L. Ann. of Bot. Bd. 28.
Mottier, D. M. and Nothnagel, M. 1913. The development and behaviour of the chromosomes in the first or heterotypic mitosis of the pollenmothercells of Allium cernuum. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 40.
Möbius, M. 1917. Die Reduktionsteilung im Pflanzenreiche. Die Naturwiss. Bd. 5.
Munerati, M. 1924. Contribution à l'étude de l'apparition du sexe chez les plantes dioïques. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 179.
Murbeck, Sv. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchimilla. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 36.
— 1901. Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchimilla arvensis (L.) Scop. und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 38.
— 1902. Über die Embryologie von Ruppia rostellata Koch. Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl. Bd. 36.
— 1902. Über Anomalien im Bau des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchimilla. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 38.
— 1904. Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. Bot. Notiser.
— 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 12.
Mücke, M. 1908. Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von Acorus Calamus L. Bot. Zeitung Bd. 66.
Müller, Cl. 1910. Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47.
— 1912. Kernstudien an Pflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.
Murrill, W. A. 1900. The development of the Archegonium and fertilization in the Hemlock Spruce (Tsuga canadensis). Ann. of Bot. Bd. 14.

N

Nabokich, O. 1904. Über anaërobe Zellteilung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
Nachtsheim, H. 1922. Kern und Plasma in ihrer Bedeutung für die Vererbung. Vers.-Ber. d. Deutsch. Ges. f. Vererbungswiss. Bd. 27.
Nakao, M. 1911. Cytological studies on the nuclear division of the pollenmothercells of some cereals and their hybrids. Journ. of the College of agriculture Tohoku Imp. Univ. Sapporto.
Nathansohn, A. 1900. Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35.
Naudin, Ch. 1893. Quelques observations sur la fécondation des palmiers du genre Phoenix. Rev. gén. de Bot. Bd. 5.
Nawaschin, M. 1915. Haploide, diploide und triploide Kerne von Crepis virens Vill. Mém. Soc. Nat. Kiew Bd. 25.
— 1925. Morphologische Kernstudien der Crepisarten in bezug auf die Artbildung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anatomie Bd. 2.
Nawaschin, S. 1893. Zur Embryobildung der Birke. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg. Ser. III. Bd. 35.
— 1893. Über die Befruchtungsart bei der Erle. Sitz.-Ber. Bot. Sekt. Naturf.-Ges. St. Petersburg.
— 1894. Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 12.

Nawaschin, S. 1894. Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. 42.
— 1895. Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel. Bot. Zentralbl. Bd. 63.
— 1895. Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Zentralbl. Bd. 63.
— 1897. Über die Befruchtung bei Juglans regia und Juglans nigra. Travaux de la Soc. Imp. des Nat. de St. Pétersbourg Bd. 28.
— 1898. Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. 8.
— 1898. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg.
— 1899. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus avellana L. Bull. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. 10.
— 1899. Beobachtungen über den feineren Bau von Plasmodiophora Brassicae. Flora Bd. 86.
— 1899. Die Entwicklung der Samenknospe und über den Weg des Pollenschlauches bei Alnus viridis. Bot. Zentralbl. Bd. 77.
— 1900. Sur la fécondation chez les Composées et les Orchidées. Bull. Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg Ser. V. Bd. 13.
— 1900. Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotyledonen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18.
— 1909. Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Öst. bot. Zeitschr.
— 1909. Näheres über die Bildung der Spermakerne bei Lilium Martagon. Ann. Jard. bot. de Buitenzorg. Suppl. 3.
— 1910. Näheres über die Bildung der Spermakerne bei Lilium Martagon. Ann. Jard. bot. de Buitenzorg. II. Ser., Suppl. III.
— 1911. Über eine Art der Chromatindiminution bei Tradescantia virginica (V. M.). Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
— 1911. Näheres über die Bildung der Spermakerne bei Lilium Martagon. Mém. Soc. Nat. Kiew Bd. 21.
— 1911. The details of the formation of male nuclei in Lilium Martagon. Mém. Soc. Nat. Kiew Bd. 21.
— 1912. Über Zellkerndimorphismus bei Galtonia candicans (russisch). Bull. de l'Ac. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. 22.
— 1914. Zellkerndimorphismus bei Galtonia candicans und einigen verwandten Monokotylen. Verh. deutsch. Naturf. u. Ärzte 85. Vers. Wien. Leipzig.
Nawaschin, S. und Finn, V. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Juglans regia und Juglans nigra. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. 31.
Němec, B. 1897. Zytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten von Pflanzen. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss.
— 1898. Über die Ausbildung der achromatischen Figur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe. Bot. Zentralbl. Bd. 74.
— 1898. Über den Pollen der petaloiden Antheren von Hyacinthus orientalis. Bull. int. de l'Ac. des Sc. de Bohème.
— 1898. Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitz.-Ber. Kgl. Ak. Wiss. Wien Bd. 107.
— 1898. Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss.
— 1899. Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss.
— 1899. Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
— 1899. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Zentralbl. Bd. 77.
— 1899. Über die karyotinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33.
— 1899. Über Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora Bd. 86.
— 1901. Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena.
— 1901. Über zentrosomenähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19.
— 1903. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. Wiss. Prag.
— 1903. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen II. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag.

Němec, B. 1903. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen III. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
— 1904. Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. IV. Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
— 1904. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39.
— 1906. Über die Bedeutung der Chromosomenzahl. Bull. int. de l'Ac. des Sc. de Bohème Bd. 10.
— 1910. Über das Schicksal der syndiploiden Kerne und Zellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 38.
— 1910. Über die Degeneration der Zellkerne. Bull. de l'Ac. des Sc. de Bohème.
— 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
— 1912. Über die Befruchtung beiGagea. Bull. int. de l'Ac. des Sc. de Bohème Bd. 17.
Newton, W. C. F. 1924. Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in Galtonia. Ann. of Bot. Bd. 38.
Nichols, M. L. 1908. The development of the pollen of Sarracenia. Bot. Gazette Bd. 45.
Nicolas, G. 1915. L'Urtica pilulifera L. n'est pas une espèce parthénogénétique. Bull. Soc. hist. nat. Afrique du Nord Bd. 6 (7?).
Nicoloff, Th. 1904/05. Sur le type floral et le développement du fruit des Juglandées. Journ. de Bot. Bd. 28/29.
— 1911. L'ovule et le sac embryonnaire des Plantanées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 153.
Nicolosi-Roncati, F. 1900. La formazione dell' endosperma nell' Anona. Atti Acc. Sc. nat. Catania.
— 1903. La formazione dell' endosperma nell'Anona cherimolia L. Boll.Soc.bot. ital.
— 1904. Sviluppo dell' ovulo e del seme nella Anona cherimola Mi. Atti Acc. Gioenia Sc. Nat. Catania Bd. 18.
— 1907. La polinuclearità nella microspora della Dammara robusta. Rend. d. R. Acc. d. Sc. fis. etc. Napoli.
— 1912. La cariocinesi nelle cellule vegetali. Stato attuale nelle conoscenze e ricerche originali. Bull. Orto Bot. Napoli Bd. 4.
Nielsen, Niels. 1924. Chromosome numbers in the genus Hypericum. Hereditas Bd. 5.
Nihous, M. 1924. Remarques sur l'évolution du nucléole dans les noyaux diploïdiques de quelques Euphorbiacées et Buxacées. Compt. rend. Soc. Biol. Bd. 90.
Nikolaewa, A. 1920. Zur Kenntnis der Chromosomenzahl in der Gattung Avena. Verhandl. d. Kongr. f. Pflanzenzüchtung in Saratow.
— 1920. Zur Zytologie der Triticumarten. Verh. d. Kongr. f. Pflanzenzüchtung in Saratow.
— 1922. Etude cytologique du genre Triticum. Bull. applied Bot. Bd. 13.
— 1923. Etude cytologique du genre Triticum. Bull. applied Bot. Bd. 13.
— 1925. Essai d'une étude caryologique de Nicotiana rustica et N. tabacum et de la pseudogamie de ce dernier. Zeitschr. Russ. Bot. Ges. Bd. 9.
Nilsson, H. 1912. Die Variabilität der Oenothera Lamarckiana und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 8.
— 1915. Die Spaltungserscheinungen der Oenothera Lamarckiana. Lunds Univ. Årskr. N. F. Bd. 12.
Nilsson-Ehle, H. 1921. Über mutmaßliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. Hereditas Bd. 2.
— 1922. Über freie Kombination und Koppelung verschiedener Chlorophyllerbeinheiten bei Gerste. Hereditas Bd. 3.
Nitzschke, J. 1914. Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 12.
Nishimura, M. 1922. Comparative morphology and development of Poa pratensis, Phleum pratense and Setaria italica. Japan. Journ. of Bot. Bd. 1.
Nohara, S. 1924. Experimental studies on pollen of some Salix. Jap. Journ. of Bot. Bd. 2.
Norén, C. O. 1904. Über die Befruchtung bei Juniperus communis. Vorl. Mitt. Ark. f. Bot. Bd. 2.
— 1907. Zur Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis. Upsala Univ. Årskr. Math. och Naturvet. Bd. 1

Noren, C. O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von Saxegothaea conspicua Lindl. Svensk bot. Tidskr. Bd. 2.
Nothnagel, M. 1916. Reduction divisions in the pollenmothercells of Allium tricoccum. Bot. Gazette Bd. 61.
— 1918. Fecundation and formation of the primary endosperm nucleus in certain Liliaceae. Bot. Gazette Bd. 66.

O

Oberreuter, M. 1925. Untersuchung der Pollensterilität bei reziprok verschiedenen Epilobiumbastarden. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Oehlkers, F. 1924. Vererbungsversuche an Oenotheren III. Das Sulfurea-Merkmal bei den Oenotheren. Biol. Zentralbl. Bd. 44.
— 1924. Sammelreferat über neuere experimentelle Oenotherenarbeiten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 34.
— 1926. Erblichkeit und Zytologie einiger Kreuzungen mit Oenothera strigosa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 65.
Oehm, G. 1924. Studien über Riesen- und Zwergformen einheimischer Pflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 40.
Ohga, J. and Sinotô, Y. 1924. Cytological studies on Sciaphila japonica Mak. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 38.
— 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen. Verh. der Naturf. Ges. Basel Bd. 25.
Olivier, 1882. Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. Bull. Soc. Bot. de France Bd. 29.
Oliver, F. W. 1888. On the structure, development and affinities of Trapella, a new genus of Pedalineae. Ann. of Bot. Bd. 2.
— 1890. On Sarcodes sanguinea. Ann. of Bot. Bd. 4.
O'Neal, C. E. 1920. Microsporogenesis in Datura Stramonium. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 47.
O'Neal, Cl. 1923. A study of embryosac development and accompanying phenomena in Oenothera rubrinervis. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 50.
Opperman, M. 1904. A contribution to the life history of Aster. Bot. Gazette Bd. 37.
Orman, E. 1913. Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux. I. Le sac embryonnaire des Liliacées. La Cellule Bd. 28.
Orr, M. Y. 1923. Polyembryony in Sarcococca ruscifolia Stapf. Notes from the R. Bot. Garden Edinburgh Bd. 14.
Osawa, J. 1912. Cytological and experimental studies in Citrus. Journ. College Agr. Imp. Univ. Tokyo Bd. 4.
— 1913. Studies on the cytology of some species of Taraxacum. Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.
— 1913. On the development of the pollen-grain and embryosac of Daphne, with special reference to the sterility of Daphne odora. Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo Bd. 4.
— 1916. Triploid mutants in garden races of Morus. Bull. Imp. Agr. Exp. Stat. Japan Bd. 1.
— 1921. Cytological experimental studies in Morus with special reference to triploid mutants. Bull. Imp. Agr. Exp. Stat. Tokyo Bd. 1.
Ostenfeld, C. H. 1906. Castration and hybridization experiments with some species of Hieracia (Experimental and cytological studies in the Hieracia I). Svensk Bot. Tidskr. Bd. 27.
— 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 3.
— 1912. Experiments on the origin of species in the genus Hieracium (apogamy and hybridism). New Phytol. Bd. 11.
Osterhout, W. J. V. 1917. The rôle of the nucleus in oxidation. Science Bd. 46.
— 1918. The nucleus as a center of oxidation. Brooklyn bot. Gard. Mem. I.
Osterwalder, A d. 1898. Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora Bd. 87.
— 1910. Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 59.
Ottley, A. M. 1909. The development of the gametophytes and fertilization in Juniperus communis and Juniperus virginiana. Bot. Gazette Bd. 48.

Ottley, A. M. 1918. A contribution to the life history of Impatiens Sultani. Bot. Gazette Bd. 66.
Overeem, C. van. 1920. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera. Inaug.-Diss. Zürich.
— 1922. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei Oenothera. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 39.
Overton, E. 1891. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Festschrift für Nägeli und Kölliker. Zürich.
— 1893. Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Viertelj. d. Naturf.-Ges. in Zürich Bd. 38.
— 1893. On the reduction of the chromosomes in the nuclei of plants. Ann. of Bot. Bd. 11.
Overton, J. B. 1902. Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Bot. Gazette Bd. 333
— 1904. Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
— 1905. Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
— 1909. On the organisation of nuclei in pollenmothercells of certain plants with especial reference to the permanence of chromosomes. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1909. The organisation and reconstruction of the nuclei in the root-tips of Podophyllum peltatum. Rept. brit. Ass. Adr. Sc. Winnipeg.
— 1922. The organisation of the nuclei in the root tips of Podophyllum peltatum. Transact. Wisconsin. Ac. Sc., Arts et Letters Bd. 20.

P

Pace, L. 1907. Fertilization in Cypripedium. Bot. Bazette Bd. 44.
— 1909. The gametophyte of Calopogon. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1912. Parnassia and some allied genera. Bot. Gazette Bd. 54.
— 1913. Apogamy in Atamosco. Bot. Gazette Bd. 56.
— 1914. Two species of Gyrostachys. Baylor Univ. Bull. Bd. 17.
— 1906. Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24.
Palm, B. 1914. Zur Embryologie der Gattungen Aster und Solidago. Acta Horti Bergiani Bd. 5.
— 1914. Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 8.
— 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Ak. Abhandlung Stockholm.
— 1920. Preliminary notes on pollen development in tropical Monocotyledons. Svensk bot. Tidskr. Bd. 14.
— 1922. The embryosac of Vittadinia. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 32.
— 1922. Das Endosperm von Hypericum. Svensk bot. Tidskr. Bd. 16.
Palm, B. and Rutgers, A. A. L. 1917. The embryology of Aucuba japonica. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Bd. 14.
Paratone, E. 1901. Ricerche sulla struttura e le alterazioni del nucleo nei tubercoli delle Leguminose. Malpighia.
Parnell, F. R. 1921. Note on the detection of segregation by examination of the pollen of rice. Journ. Gen. Bd. 11.
Pearson, H. H. W. 1906. Some observations on Welwitschia mirabilis Hook. Phil. Transact. R. Soc. London Bd. 198.
— 1909. Further observations on Welwitschia. Phil. Transact. R. Soc. London Bd. 200.
— 1910. On the embryo of Welwitschia. Ann. of Bot. Bd. 24.
— 1912. On the microsporangium and microspore of Gnetum, with some notes on the structure of the inflorescence. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1915. Notes on the morphology of certain structures concerned in reproduction in the genus Gnetum. Trans. Linn. Soc. London Bd. 8.
Pearson, H. H. W. and Thomson, M. R. H. 1917. On some stages in the life history of Gnetum. Trans. R. Soc. S. Africa Bd. 6.
Péchoutre, F. 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. Sc. nat. Ser. X, Bot. Bd. 16.

Peirce, G. J. 1902. The root-tubercles of Bur Clover (Medicago denticulata Willd.) and of some other Leguminous plants. Proc. of the California Ac. of Sc. III. Ser. Bot. Bd. 2.
Pellew, C. and Durham, F. M. 1916. The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis and its allies. Journ. Genet. Bd. 5.
Peltrisot, C. N. 1904. Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Journ. de Bot. Bd. 18.
Penland, C. W. T. 1923. Cytological behaviour in Rosa. Bot. Gazette Bd. 76.
Percival, J. 1921. The wheat plant. A monogr. London.
— 1923. Chromosome numbers in Aegilops. Nature.
Perotti, R. 1913. Contributo alla embryologia delle Dianthaceae. Ann. of Bot. Bd. 11. Roma.
Perriraz, J. 1905. De l'origine des sphères directrices dans les cellules du sac embryonnaire. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. Bd. 41.
— 1906. Origine des sphères directrices dans les cellules du sac embryonnaire. Arch. d. Sc. phys. et nat. Genève Bd. 21.
Persidsky, D. 1914. Einige Fälle anomaler Bildung des Embryosackes bei Delphinium elatum L. Mém. de la Soc. des Nat. de Kiew Bd. 23.
Peter, J. 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceae. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 14.
Peters, C. 1908. Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei Convolvulus und Cuscuta. Diss. Zürich
Peters, Th. 1891. Untersuchungen über den Zellkern in den Samen usw. Diss. Rostock.
Pfeiffer, W. M. 1912. The morphology of Leitneria floridana. Bot. Gazette Bd. 53.
Pfeiffer, N. E. 1914. Morphology of Thismia americana. Bot. Gazette Bd. 57.
— 1918. The sporangia of Thismia americana. Bot. Gazette Bd. 66.
Picard M. 1913. A bibliography of works on meiosis and somatic mitosis in angiosperms. Bull. of the Torrey bot. Club. Bd. 40.
Piech, K. 1924. Zur Entwicklung der Pollenkörner bei Scirpus lacustris L. Bull. Ac. Polon. Sc. et Lettres.
— 1924. Über die Teilung des primären Pollenkerns und die Entstehung der Spermazellen bei Scirpus paluster L. Bull. Ac. Polon. Sc. et Lettres.
Pickett, F. L. 1913. The development of the embryosac of Arisaema triphyllum. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 40.
— 1915. A contribution to our knowledge of Arisaema triphyllum, Mem. of the Torrey bot. Club Bd. 16.
— 1916. The wandering tapetal nuclei of Arisaema. Am. Journ. of Bot. Bd. 3.
Pierpaoli, J. 1917. Ricerche anatomiche, istologiche ed embriologiche sulla „Putoria calabrica" Pers. Ann. di Bot. Bd. 14.
Pigott, E. M. 1914. Notes on Nothopanax arboreum with some reference to the development of the gametophyte. Trans. N. Zealand Isst. Bd. 47.
Pirotta e Buscalioni. 1898. Sulla presenza dei elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreaceae. Ann. R. Ist. Bot. Roma Bd. 5.
Pirotta, R. e Longo, B. 1900. Osservazione e ricerche sulle Cynomoriaceae Eich. Ann. R. Ist. Roma Bd. 10.
— — 1900. Basigamia, Mesogamia, Acrogamia. Atti R. Accad. Lincei. Ser. V. Bd. 9.
— — 1900. Osservazioni et ricerche sul Cynomorium coccineum L. Atti R. Accad. Lincei. Ser. V. Bd. 9.
Pisek, A. 1923. Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (Viscum album). Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62.
Pollock, J. B. 1902. An abnormal development of the Prothallium of the pollen grain in Picea excelsa. Science N. S. Bd. 15.
— 1906. Variations in the pollen grain of Picea excelsa. Am. Naturalist Bd. 40.
Porsch, O. 1907. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena.
— 1910. Ephedra campylopoda C. A. Mey., eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 28.
Portheim, L. Ritter v. 1901. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Achaena und des Embryos der Kompositen. I. Senecio vulgaris L. Sitz.-Ber. deutsch-nat.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos" in Prag. N. F. Bd. 21.
Postma, G. 1909. Bijdrage tot de kennis van de vegetatieve celdeling bij de hogere planten. Diss. Groningen.

Poulsen, V. A. 1906. Sciaphila nana Bl., Et Bidrag til Stovejens Udvikling hos Triuridaceerne. Vidensk. Meddel. fra den natur. Foren (Kopenhagen).
Prankerd, T. L. 1915. Notes on the occurence of multinucleate cells. Ann. of Bot. Bd. 29.
Preda, A. 1897. Recherches sur le sac embryonnaire de quelques Narcissées. Bull. Herb. Boiss. Bd. 5.
Prenant, A. 1897. Sur une particularité de l'anaphase dans les cellules de la Fritillaire et du Lis. Arch. d'Anat. micr. Paris Bd. 1.
— 1910. Théories et interprétations physiques de la mitose. Journ. de l'Anat. et Phys. Bd. 46.
— 1912. La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. Journ. de l'Anat. et Phys. Bd. 47.
Prillieux, J. 1880. Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé. — Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées. Ann. des Sc. Nat. Ser. VI, Bd. 10.
— 1881. Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. Compt. rend. Bd. 92.
Prohaska, F. 1883. Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne. Bot. Zeitung.
— 1884. Der Embryosack und die Endospermkerne bei der Gattung Daphne. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2.
Proznia, M. N. 1924. Recherches caryologiques sur le Tournesol. I. Division somatique chez Helianthus annuus. Zeitschr. Russ. Bot. Ges. Bd. 9.
Punnett, R. C. 1923. Linkage in the sweet pea (Lathyrus odoratus). Journ. of Genetics Bd. 13.
— 1925. Lathyrus odoratus. Bibliographia Genetica. Deel I. 'sGravenhage.

R

Raciborski, M. 1893. Zur Morphologie des Zellkerns der keimenden Samen. Anz. d. Ak. d. Wiss. Krakau.
Rademacher, A. 1925. Die Gametophyten von Nipa fruticans und Actinophloeus Macarthurii Becc. Msc., sowie ein Versuch, die Systematik der Angiospermen durch die haploide Generation zu ergänzen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 35.
Raitt, A. H. 1916. Development of the ovule of Impatiens pallida. Plant world Bd. 19.
Randolph, L. F. 1922. Cytology of the chlorophyll types of Maize. Bot. Gazette Bd. 73.
Reed, E. L. 1924. Anatomy, embryology and ecology of Arachis hypogaea. Bot. Gazette Bd. 78.
Reed, H. S. 1903. The development of the macrosporangium of Yucca filamentosa. Bot. Gazette Bd. 35.
— 1904. A study of the enzyme-secreting cells in the seedlings of Zea Mais and Phoenix dactylifera. Ann. of Bot. Bd. 18.
— 1914. The nature of the double spirem in Allium cepa. Ann. of Bot. Bd. 28.
Reiche, H. 1924. Über Auslösungen von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. Bd. 16.
Rendle, A. B. 1902. Notes on Crinum longifolium and some other genera of Amaryllideae. Proc. Linn. Soc. Bd. 114.
Renner, O. 1913. Über die angebliche Merogonie der Oenotherabastarde. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 31.
— 1914. Befruchtung und Embryobildung bei Oenothera Lamarckiana und einigen verwandten Arten. Flora Bd. 107.
— 1919. Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von Oenotherabastarden. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 37.
— 1921. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot. Bd. 13.
— 1922. Eiplasma und Pollenschlauchplasma als Vererbungsträger bei den Oenotheren. Vers.-Ber. d. D. Ges. f. Vererbungswiss. Bd. 27.
Reynolds, E. Sh. 1912. Relations of parasitic fungi to their host plants. Bot. Gazette Bd. 53.
Reynolds, L. C. 1924. Female Gametophyte of Microcycas. Bot. Gazette 1924, Bd. 77.

Richards, A. 1909. Mitosis in the root-tip cells of Pedophyllum peltatum. Kansas Univ. Science Bull. Bd. 5.
Riddle, Lumina C. 1898. The embryology of Alyssum. Bot. Gazette Bd. 26.
— 1905. Development of the embryosac and embryo of Staphylea trifoliata. Ohio Nat. Bd. 5.
— 1905. Development of the embryosac and embryo of Batrachium longirostris. Ohio Nat. Bd. 5.
Ritter, G. 1911. Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Zeitschr. f. Bot. Bd. 3.
Ritzerow, H. 1907. Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora Bd. 98.
Robertson, A. 1904. Studies in the morphology of Torreya californica. II. The sexualorgans and fertilization. New Phytol. Bd. 3.
— 1904. Spore formation in Torreya californica. New Phytol. Bd. 3.
— 1906. Some points in the morphology of Phyllocladus alpinus Hook. Ann. of Bot. Bd. 20.
Robyns, W. 1924. Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse dans les divisions somatiques des phanérogames. I. Cellule Bd. 34.
Rombach. 1911. Die Entwicklung der Samenanlage bei den Crassulaceae. Rec. des trad. bot. Néerl. Bd. 8.
Romell, L. G. 1919. Notes on the embryology of Salsola Kali L. Svensk bot. Tidskr. Bd. 13.
Rosanoff, S. 1867. Morphologische Studien. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 5.
Rosen, F. 1892. Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 5.
— 1896. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 7.
— 1925. Zur Mechanik der indirekten Kernteilung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Rosenberg, O. 1899. Physiologisch-zytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia. Diss. Bonn.
— 1901. Über die Pollenbildung von Zostera. Meded. fr. Stockholms Högsk. Bot. Inst.
— 1901. Über die Embryologie von Zostera marina L. Bih. till K. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 27.
— 1903. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.
— 1904. Über die Tetradenteilung eines Droserabastardes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
— 1904. Über die Reduktionsteilung in Drosera. Meddel. från Stockholms Högsk. Bot. Institut.
— 1904. Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora Bd. 93.
— 1905. Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Bot. Notiser.
— 1906. Cytological investigations in plant-hybrids. Rep. 3. Intern. Conf. on Genetics.
— 1906. Erblichkeitsgesetze und Chromosomen. Bot. Stud. F. R. Kjellman, Upsala.
— 1906. Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24.
— 1907. Cytological Studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidskr. Bd. 28.
— 1908. Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. Svensk bot. Tidskr. Bd. 1.
— 1909. Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 3.
— 1909. Über die Chromosomenzellen bei Taraxacum und Rosa. Svensk bot. Tidskr. Bd. 3.
— 1909. Über den Bau des Ruhekerns. Svensk bot. Tidskr. Bd. 3.
— 1909. Zytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. K. Svenska Vet. Ak. Hand. Bd. 43.
— 1912. Über die Apogamie bei Chondrilla juncea. Svensk bot. Tidskr. Bd. 6.
— 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk bot. Tidskr. Bd. 11.
— 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung Crepis. Ark. för Bot. Bd. 15.
— 1920. Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in Crepis. Svensk bot. Tidskr. Bd. 14.

Rosendahl, C. O. 1906. Preliminary note on the embryogeny of Symplocarpus foetidus Salisb. Science N. S. Bd. 23.
— 1908. Embryosac development and embryology of Symplocarpus foetidus. Science N. S. Bd. 27.
Roth, Franz. 1907. Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex. Diss. Bonn.
Rowlee, W. W. 1896. The stigmas and pollen of Arisaema. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 23.
Rößler, W. 1911. Ein neuer Fall des Durchgangs eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 29.
— 1917. Pollenschläuche und Embryosackhaustorien von Plantago major L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 35.
Rühle, K. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Prunus. Bot. Archiv Bd. 8.
Rutgers, F. L. 1922. Embryosac and embryo of Moringa oleifera Lam. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 32.
— 1923. Embryosac and embryo of Moringa oleifera Lam. — The female gametophyte of angiosperms. Diss. Utrecht. Leiden.
Ruys, J. D. 1924. On the formation of „Triad"-groups of chromosomes in the divisions of the nuclei of the endosperm in Mouriria anomala Pulle. Kgl. Ak. van Wetensch. Amsterdam. Procedings Bd. 27.
— 1925. Contribution à l'histoire du développement des Mélastomatacées. Diss. Utrecht. E. J. Brill, Leiden.
— 1925. Enumération des plantes phanérogames angiospermes examinées au point de vue de la karyologie. Diss. Utrecht. E. J. Brill, Leiden.

S

Saame, O. 1906. Über Kernverschmelzung bei der karyokinetischen Kernteilung im protoplasmatischen Wandbelag von Fritillaria imperialis. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24.
Sabline, W. K. 1903. L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les racines de Vicia faba. Rev. gén. de Bot. Bd. 15.
Sachsowa, M. 1917. Contribution à la cytologie de l'hybride stérile Nicotiana atropurpurea × N. silvestris. Spr. Tow. Nauk. Warsz. N. 10.
Sakamura, T. 1914. Über die Kernteilung von Vicia cracca L. Trans. Sapporo nat. Hist. Soc. Bd. 5.
— 1914. Studien über die Kernteilung bei Vicia cracca L. Bot. Magaz. Tok. Bd. 28.
— 1915. Über die Einschnürung der Chromosomen bei Vicia faba L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 29.
— 1916. Über die Beeinflussung der Zell- und Kernteilung durch die Chloralisierung mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 30.
— 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der Triticumarten. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 32.
— 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Größe und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sc. Tokyo Imp. Univ. Bd. 39.
Salter, S. J. A. 1863. On a sexual monstrosity, consisting in the development of polleniferous ovules, in two species of Passiflora. Trans. Linn. Soc. Bd. 24.
Samassa, P. 1898. Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia usw. Verhandl. d. nat. med. Vereins Heidelberg, N. F. Bd. 6.
Samuels, J. A. 1912. Etudes sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du Gunnera macrophylla Bl. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.
— 1913. Etudes cytologiques sur les relations existant entre le noyau et le développement des cristaux dans les cellules parenchymateuses du périanthe d'Anthurium. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 156.
— 1923. A pathological anatomical study of crystal cyst formation in parenchymatous tissue in the genus Anthurium. Ann. of Bot. Bd. 38.
Samuelsson, G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornestypen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 7.
— 1914. Über die Pollenentwicklung von Anona und Aristolochia und ihre systematische Bedeutung. Svensk bot. Tidskr. Bd. 8.

Sand, W. 1921. Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. Flora Bd. 114.
Sands, H. C. 1923. The structure of the chromosomes in Tradescantia virginica L. Am. Journ. of Bot. Bd. 10.
Santos, J. K. 1923. Differentiation among chromosomes in Elodea. Bot. Gazette Bd. 75.
— 1924. Determination of sex in Elodea. Bot. Gazette Bd. 77.
Sargant, E. 1895. Some details of the first nuclear division in the pollenmother-cells of Lilium Martagon L. Journ. R. Micr. Soc.
— 1896. The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot. Bd. 10.
— 1896. Direct nuclear division in the embryosac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. Bd. 10.
— 1897. The formation of the sexual nuclei in Lilium martagon. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. Bd. 11.
— 1899. On the presence of two vermiform nuclei in the fertilized embryosac of Lilium Martagon. Proc. R. Soc. London Bd. 65.
— 1900. Recent work on the results of fertilization in angiosperms. Ann. of Bot. Bd. 14.
— 1908. The reconstruction of a race of primitive Angiosperms. Ann. of Bot. Bd. 22.
Sauer, L. W. 1909. Nuclear divisions in the pollenmothercells of Convallaria majalis L. Ohio Nat. Bd. 9.
Saulescu, N. 1925. Beitrag zur Chromosomenkarte von Antirrhinum majus. Diss. Berlin (Landwirtsch. Hochschule).
Sawyer, M. L. 1917. Pollentubes and spermatogenesis in Iris. Bot. Gazette Bd. 64.
— 1925. Crossing Iris pseudacorus and Iris versicolor. Bot. Gazette Bd. 79.
Sax, K. 1918. The behaviour of the chromosomes in fertilization. Genetics Bd. 3.
— 1916. Fertilization in Fritillaria pudica. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 43.
— 1921. Sterility in wheat-hybrids I. Sterility relationships and endosperm development. Genetics Bd. 6.
— 1921. Chromosome relationships in wheat. Science Bd. 54.
— 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics Bd. 7.
— 1922. Sterility in wheat hybrids. III. Endosperm development and F_2-sterility. Genetics Bd. 7.
— 1923. The relation between chromosome number and morphological characters in wheat hybrids. Anatom. Record Bd. 24.
Sax, K. and Gaines, E. F. 1924. A genetic and cytological study of certain hybrids of wheat species. Journ. Agric. Research. Bd. 28.
Saxton, W. T. 1907. On the development of the ovule and embryosac in Cassia tomentosa Lamb. Transact. South Afric. phil. Soc. Bd. 18.
— 1909. Parthenogenesis in Pinus Pinaster. Bot. Gazette Bd. 47.
— 1909. Preliminary account of the development of the ovule, gametophytes and embryo of Widdringtonia cupressoides. Bot. Gazette Bd. 48.
— 1910. The ovule of the Bruniaceae. Trans. Roy. Soc. S. Africa Bd. 2.
— 1910. Contributions to the life-history of Widdringtonia cupressoides. Bot. Gazette Bd. 50.
— 1910. The development of the embryo of Encephalartos. Bot. Gazette Bd. 49.
— 1910. Contributions to the life-history of Callitris. Ann. of Bot. Bd. 24.
— 1912. Note on an abnormal Prothallus of Pinus maritima L. Ann. of Bot. Bd. 26.
— 1913. Contributions to the life-history of Tetraclinis articulata Masters, with some notes on the phylogeny of the Cupressoideae and Callitroideae. Ann. of Bot. Bd. 27.
— 1913. Contributions to the life-history of Actinostrobus pyramidalis Miqu. Ann. of Bot. Bd. 27.
— 1913. The classification of Conifers. New Phytol. Bd. 12.
Schachner, J. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Blüten- und Samenentwicklung der Scitamineen. Flora N. F. Bd. 17.
Schadowsky, A. 1911. Beiträge zur Embryologie der Gattung Epirrhizantes Bl. Biol. Zeitschr. Moskau Bd. 2.
Schaede, R. 1925. Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung am lebenden Objekt. Beiträge z. Biol. d. Pflanzen Bd. 14.
Schaffner, J. H. 1894. The nature and distribution of attractionspheres and centrosomes in vegetable cells. Bot. Gazette Bd. 19.

Schaffner, J. H. 1896. The embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gazette Bd. 22.
— 1897. Development of the stamens and carpels of Typha latifolia. Bot. Gazette Bd. 24.
— 1897. The division of the macrospore nucleus (of Lilium philadelphicum). Bot. Gazette Bd. 23.
— 1897. Contribution to the life-history of Lilium philadelphicum. III. The division of the microspore nucleus. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1897. Contribution to the life-history of Sagittaria variabilis. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1898. Karyokinesis in root tips of Allium cepa. Bot. Gazette Bd. 26.
— 1901. A contribution to the life-history and cytology of Erythronium. Bot. Gazette Bd. 31.
— 1904. Some morphological peculiarities of the Nymphaeaceae and Helobiae. Ohio Nat. Bd. 4.
— 1906. Chromosome reduction in the microsporocytes of Lilium tigrinum. Bot. Gazette Bd. 41.
— 1907. Synapsis and Synizesis. Ohio Nat. Bd. 7.
— 1909. The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica. Bot. Gazette Bd. 47.
— 1915. The chromosome mechanism as a basis for Mendelian phenomena. Ohio Nat. Bd. 15.
— 1922. Control of the sexual state in Arisaema triphyllum and Arisaema Dracontium. Am. Journ. of Bot. Bd. 9.
Schegalow, S. 1920. Das Auftreten von Gigantismus beim Hafer. Verhandl. des Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow.
Schertz, F. M. 1919. Early development of floral organs and embryonic structures of Scrophularia marylandica. Bot. Gazette Bd. 68.
Schiemann, E. 1922. Die Phylogenie der Getreide. Die Naturwissenschaften Bd. 10.
Schiller, J. 1907. Untersuchungen über die Embryogenie in der Gattung Gnaphalium. Öst. bot. Zeitschr.
— 1909. Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. Öst. bot. Zeitschr.
— 1911. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49.
Schkorbatow, L. 1912. Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an Taraxacum officinale Wigg. Trad. Soc. nat. Univ. Imp. Kharkow Bd. 45.
Schlimbach, H. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Samenanlagen und Samen der Amaryllidaceen, mit Berücksichtigung des Wassergehaltes der Samen. Flora N. F. Bd. 17.
Schmid, Ed. 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Diss. Zürich. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 20.
Schmitz, Fr. 1879. Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk.
— 1880. Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn.
Schnarf, K. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer Hypericumarten. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wissensch. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 123, Abt. I.
— 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 94.
— 1917. Zur Entwicklungsgeschichte von Plantago media. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 126.
— 1919. Beobachtungen über die Endospermentwicklung von Hieracium aurantiacum. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 128.
— 1921. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. I. Gilia millefoliata Fisch. et Mey. Öst. bot. Zeitschr.
— 1921. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. Klugia zeylanica (R. Brown) Gardn. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 70.
— 1922. Beiträge zur Kenntnis des Blütenbaues von Alangium. Sitz.-Ber. d. Ak. Wiss. Wien Bd. 131.
— 1922. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. III. Zur Samenentwicklung einiger Violabastarde. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 71.
— 1923. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. IV. Über das Verhalten des Antherentapetums einiger Pflanzen. Öst. bot. Zeitschr. Bd. 72.

Schnarf, K. 1925. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (Verbena und Triglochin). Öst. bot. Zeitschr. Bd. 74.
Schnegg, H. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gumera. Flora Bd. 90.
Schneider, H. 1913. Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thelygonum Cynocrambe L. Diss. Bonn. Flora Bd. 106.
— 1914. Über die Prophasen der ersten Reifeteilung in Pollenmutterzellen insbesondere bei Thelygonum Cynocrambe L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12.
— 1915. Über einen Fall von partiellem Geschlechtswechsel bei Mercurialis annua ♀. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten Bd. 25.
Schniewind-Thies, J. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena.
— 1901. Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena.
Schoch, M. 1920. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung bei einigen Burmanniaarten. Diss. Zürich.
Schoenebeck, Br. 1924. Die Antipodenvermehrung der Typhaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 42.
Schorler, 1883. Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes. Diss. Jena.
Schrammen. 1902. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von Vicia faba. Verhandl. d. nat. Ver. d. pr. Rheinl. Bd. 59.
Schustow, L. v. 1914. Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Anat. Anzeiger.
Schürhoff, P. N. 1905. Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Diss. Bonn.
— 1913. Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von Hemerocallis fulva. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52.
— 1915. Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von Ranunculus acer. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55.
— 1916. Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis. Flora Bd. 109.
— 1916. Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von Sambucus. Biol. Zentralbl. Bd. 36.
— 1917. Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von Tradescantia virginica. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 57.
— 1917. Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Flora Bd. 110.
— 1918. Die Drüsenzellen des Griffelkanals von Lilium Martagon. Biol. Zentralbl. Bd. 38.
— 1919. Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15.
— 1919. Das Verhalten des Kerns in den Knöllchenzellen von Podocarpus. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 37.
— 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 37.
— 1920. Der Embryosack von Tussilago Farfara. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 38. Bd. 37.
— 1920. Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceae. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 38.
— 1920. Zur Frage des Auftretens von Amitosen bei Wasserpflanzen. Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. 37.
— 1921. Die Entwicklungsgeschichte von Ilex aquifolium. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 39.
— 1922. Die Teilung des vegetativen Pollenkerns bei Eichhornia crassipes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 40.
— 1922. Die Befruchtung von Viscum album L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 40.
— 1922. Zur Polyembryonie von Allium odorum. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 40.
— 1922. Zur Apogamie von Calycanthus. Flora Bd. 116.
— 1924. Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen (siphonogamen Embryophyten). Verlag Max Weg, Leipzig.
— 1924. Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 63.
— 1924. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei Plantago Sekt. Novorbis. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 42.

Schürhoff, P. N. 1925. Zur Zytologie von Saxifraga. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64.
— 1925. Zur Zytologie von Melandryumzwittern. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
— 1925. Das Geschlecht der Pflanze. Archiv der Pharmazie und Berichte der Deutschen Pharmazeutischen Gesellschaft.
— 1926. Zur Pleiophylie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung. Beiträge zur Systematik und Pflanzengeographie. Repertorium III. Beiheft 41.
Schürhoff, P. N. und Jüssen, Frz. J. 1925. Nuzellarembryonie bei Spathiphyllum Patinii (Hogg.) N. E. Br. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Schwartz, E. J. 1912. Observations on Asarum europaeum and its Mycorrhiza. Ann. of Bot. Bd. 26.
Schwarz, Frank. 1884. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 4.
— 1887. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd.5.
Schwarzenbach, Fr. 1922. Untersuchungen über die Sterilität von Cardamine bulbifera (L.) Crantz unter der Annahme des hybriden Ursprungs dieser Art. Flora Bd. 115.
Schwemmle, J. 1924. Vergleichend zytologische Untersuchungen an Onagraceen (Vorl. Mitt.) Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 42.
— 1924. Zur Kenntnis der reziproken Bastarde zwischen Epilobium parviflorum und roseum. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 34.
Schweidler, J. H. 1910. Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei Moricandia arvensis DC. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48.
— 1922. Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte. Mitt. naturw. Ver. Steiermark Bd. 48.
Schweiger, J. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. Flora Bd. 94.
Schwere, S. 1896. Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale. Flora Bd. 82.
Schwertschlager, J. 1915. Beobachtungen und Versuche zur Biologie der Rosenblüte und Rosenbefruchtung. Ber. d. bayr. bot. Ges. Bd. 15.
Sears, P. B. 1917. Amiotic parthenogenesis in Taraxacum vulgare (Lam.) Schok. and T. laevigatum (Willd.) DC. Ohio Journ. Sc. Bd. 27.
— 1922. Variations in cytology and gross morphology of Taraxacum. I. Cytology of Taraxacum laevigatum. Bot. Gazette Bd. 73.
Seaton, S. 1908. The development of the embryosac of Nymphaea advena. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 35.
Sedgwick, P. J. 1924. Life-history of Encephalartos. Bot. Gazette Bd. 77.
Seefeldner, G. 1912. Die Polyembryonie bei Cynanchum vincetoxicum (L.). Pers. Sitz.-Ber. d. Kais. Ak. d. Wiss. Bd. 121.
Seelieb, W. 1924. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb. Bot. Notiser.
Seifriz, W. 1918. Observations on the structure of protoplasme by aide of microdissection. Biol. Bull. Bd. 34.
— 1920. Viscosity values of protoplasme as determined by microdissection. Bot. Gazette Bd. 70.
— 1921. Observations on some physical properties of protoplasme by aide of microdissection. Ann. of Bot. Bd. 35.
Serguéeff, M. 1907. Contribution à la morphologie et la biologie des Aponogétonacées. Diss. Genf.
Shadowsky, A. E. 1925. Über die Entwicklung des Embryosacks bei Pancratium maritimum. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
— 1926. Der antipodiale Apparat bei Gramineen. Flora N. F. Bd. 20.
Sharp, L. W. 1911. The embryosac of Physostegia. Bot. Gazette Bd. 52.
— 1912. The orchid embryosac. Bot. Gazette Bd. 54.
— 1913. Somatic chromosomes in Vicia. La Cellule Bd. 29.
— 1914. Maturation in Vicia (Pr. N.). Bot. Gazette Bd. 57.
— 1920. Somatic chromosomes in Tradescantia. Am. Journ. of Bot. Bd. 7.
— 1921. An introduction to cytology. New York, London.
Shattuck, Charles H. 1905. A morphological study of Ulmus americana. Bot. Gazette Bd. 40.
Shaw, W. R. 1896. Contribution to the life-history of Sequoia sempervirens. Bot. Gazette Bd. 21.

Shaw, Ch. H. 1904. Note on the sexual generation and development of the seed-coats in certain Papaveraceae. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 31.
Sheppard, E. J. 1909. The disappearance of the nucleolus in mitosis. Journ. of Roy. Micr. Soc. V.
— 1915. The structure of the nucleus. Journ. Roy. Micr. Soc.
Shibata, K. 1902. Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. Biol. Zentralbl. Bd. 22.
— 1902. Zytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.
— 1902. Die Doppelbefruchtung bei Monotropa uniflora. Flora Bd. 90.
Shibata, K. und Miyake, K. 1908 a. Studien über Parthenogenesis bei Pflanzen. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 22.
— — 1908. b. Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. V. M. Bot. Magaz. Tokyo. Bd. 22.
Shimotomai, N. 1925. A karyological study of Brassica I. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
Shoemaker, D. N. 1902. Notes on the development of Hamamelis virginiana L. John Hopkins Univ. Circ. 21.
— 1904. On the development of Hamamelis virginiana. Bot. Gazette Bd. 39.
Showalter, A. M. 1921. Abnormal ovules in Hyacinthus. Torreya Bd. 21.
Shreve, F. 1905. The development of Sarracenia purpurea L. John Hopkins Univ. Circ. 178.
— 1906. The development and anatomy of Sarracenia purpurea. Bot. Gazette Bd. 42.
Shull, G. H. 1910. The inheritance of sex in Lychnis. Bot. Gazette Bd. 49.
— 1911. Reversible sex-mutants in Lychnis dioica. Bot. Gazette Bd. 52.
— 1912. Hermaphrodite females in Lychnis dioica. Science N. S. Bd. 36.
— 1914. Sex-limited inheritance in Lychnis dioica L. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 12.
— 1923. Linkage with lethal factors the solution of the Oenothera problem. Eugenics, Genetics an the Family Bd. 1.
Sigrianski, A. 1913. Quelques observations sur l'Ephedra helvetica Mey. Univ. Genève Inst. bot. Ser. 8, Bd. 10.
Sijpkens, B. 1904. Die Kernteilung bei Fritillaria imperialis. Rec. d. trav. bot. Néerl.
Sinnott, E. W. 1913. The morphology of the reproductive structures in the Podocarpineae. Ann. of Bot. Bd. 27.
Sinotô, Y. 1921. On the extrusion of nuclear substance in Iris japonica Thumb. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 35.
— 1922. On the extrusion of the nuclear substance in Iris japonica. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 36.
— 1922. On the nuclear divisions and partial sterility in Oenothera Lamarckiana. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 36.
— 1924. On chromosome behaviour and sex determination in Rumex acetosa L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 38.
— 1925. Notes on the histology of a giant and an ordinary form of Plantago. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
Skottsberg, C. 1913. Morphologische und embryologische Studien über die Myzodendraceen. K. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 51.
Sludsky. 1905. Über die Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 23.
Small, J. 1916. Anomalies in the ovary of Senecio vulgaris L. Ann. of Bot. Bd. 30.
— 1919. The origin and development of the Compositae. XII. Miscellaneous topics. New Phytol. Bd. 18.
Smet, E. de. 1914. Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées. La Cellule Bd. 29.
Smith, Fr. G. 1907. Morphology of the trunk and development of the microsporangium of Cycads. Bot. Gazette Bd. 43.
— 1910. Development of the ovulate strobilus and young ovule of Zamia floridana. Bot. Gazette Bd. 50.
Smith, J. S. 1904. The nutrition of the egg in Zamia. Bot. Gazette Bd. 37.
Smith, P. M. 1916. The development of the embryo and seedling of Dioscorea villosa. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 43.
Smith, R. W. 1898. A contribution to the life-history of the Pontederiaceae. Bot. Gazette Bd. 25.

Smith, R. W. 1908. Endosperm of Pontederiaceae. Bot. Gazette Bd. 45.
— 1910. The floral development and embryogeny of Eriocaulon septangulare. Bot. Gazette Bd. 49.
— 1911. The tetranucleate embryosac of Clintonia. Bot. Gazette Bd. 52.
— 1923. Life-history of Cedrus atlantica. Bot. Gazette Bd. 75.
Smolak, J. 1904. Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. Bull. intern. de l'Ac. des Sc. de Bohème Bd. 9.
Söderberg, E. 1919. Über die Pollenentwicklung bei Chamaedorea corallina. Karst. Svensk bot. Tidskr. Bd. 13.
Sokołowa, C. 1880. Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
Solms-Laubach, H. Graf zu. 1898. Die Entwicklung des Ovulums und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Suppl. 2.
Soltwedel. 1881. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 15.
Souèges, R. 1925. Développement de l'embryon chez le Sagina procumbens L. Bull. de la Soc. Bot. de France Bd. 71.
— 1925. Développement de l'embryon chez le Linum catharticum L. Bull. Soc. Bot. de France. Bd. 71.
— 1925. Embryogénie des Crassulacées. Développement de l'embryon chez le Sedum acre L. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 181.
Spangler, R. C. 1925. Female gametophyte of Trillium sessile. Bot. Gazette Bd. 79.
Spillman, W. J. 1912. Chromosomes in wheat and rye. Science N. S. Bd. 35.
Spisar, K. 1906. Zur Zytologie der gegliederten Milchröhren. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss. II. Kl.
Spratt, E. R. 1912. The formation and physiological significance of root nodules in the Podocarpineae. Ann. of Bot. Bd. 26.
Sprecher A. 1906. L'origine du sac embryonnaire de Ginkgo biloba. Arch. Sc. phys. et nat. Genève Bd. 21.
— 1907. Le Ginkgo biloba L. Thèse de doctorat. Genève.
— 1919. Etude sur la sémence et la germinisation du Garcinia mangostana. Rev. gén. de Bot. Bd. 31.
Stålfelt, E. G. 1921. Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. K. Svenska Vet. Handl. Bd. 62.
Starr, A. M. 1910. The microsporophylls of Ginkgo. Bot. Gazette Bd. 49.
Stenar (S: son), A. H. 1925. Embryologische Studien. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllideen. Ak. Abhandl. Upsala.
Stephens, E. L. 1908. A preliminary note on the embryosac of certain Penaeaceae. Ann. of Bot. Bd. 22.
— 1909. The embryosac and embryo of certain Penaeaceae. Ann. of Bot. Bd. 23.
— 1909. The embryosac and embryo of Geissoloma marginata. New Phytol. Bd. 8.
— 1909. Recent progress in the study of the embryosac of the angiosperms. New Phytol. Bd. 8.
Stern, K. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. Flora. N. F. Bd. 9.
Stevens, N. E. 1911. Dioecism in the trailing arbutus, with notes on the morphology of the seed. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 38.
— 1912. The morphology of the seed of buckwheat. Bot. Gazette Bd. 53.
— 1912. Observations on heterostylous plants. Bot. Gazette Bd. 53.
— 1919. The development of the endosperm in Vaccinium corymbosum. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 46.
Stevens, W. C. 1898. The behavior of kinoplasm and nucleolus in the division of the pollenmothercells of Asclepias cornuti. Kansas Univ. Quart. Bd. 7.
Stiles, W. 1911. A note on the gametophytes of Dacrydium. The New Phytol. Bd. 10.
— 1912. The Podocarpeae. Ann. of Bot. Bd. 26.
Stiffler, E. G. 1925. Development of embryosac in Gasteria, Cyrtanthus and Veltheimia. Bot. Gazette Bd. 79.
Stockard, Ch. R. 1906. The structure and cytological changes accompanying secretion in nectar glands of Vicia faba. Science Bd. 23.
Stolt, K. A. H. 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. K. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 61.

Stolze, K. V. 1925. Die Chromosomenzahlen der hauptsächlichsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl und -größe im Pflanzenreich.
Stomps, Th. J. 1910. Kerndeeling en Synapsis by Spinacia oleracea L. Diss. Amsterdam.
— 1911. Kernteilung und Synapsis bei Spinacia oleracea L. Biol. Zentralbl. Bd. 21.
— 1912. Mutation bei Oenothera biennis L. Biol. Zentralbl. Bd. 32.
— 1912. Die Entstehung von Oenothera gigas de Vries. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 30.
— 1914. Parallele Mutationen bei Oenothera biennis L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 32.
— 1916. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. Biol. Zentralbl. Bd. 36.
— 1919. Gigasmutationen mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 21.
— 1925. Sur Oenothera biensis mut. gigas, une nouvelle mutation tétraploïde. La Cellule Bd. 36.
Stopes, M. C. and Fujii, K. 1906. The nutritive relations of the surrounding tissues to the Archegonium in Gymnosperms. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 20.
Stork, H. E. 1920. Studies in the genus Taraxacum. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 47.
Stout, A. B. 1912. The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in Carex aquatis. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9.
— 1921. Sterility and fertility in Hemerocallis. Torreya Bd. 21.
Strasburger, E. 1872. Die Coniferen und die Gnetaceen.
— 1878. Über Polyembryonie. Zeitschr. f. Naturwiss. Jena XII.
— 1879. Über ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungsobjekt. Sitz.-Ber. der Jen. Ges. f. Med. u. Naturw.
— 1879. Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. Bot. Zeitung Bd. 37.
— 1879. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena.
— 1880. Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena.
— 1880. Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Bot. Zeitung Bd. 38.
— 1882. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21.
— 1882. Über den Befruchtungsvorgang. Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk.
— 1884. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen usw. Jena.
— 1884. Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.
— 1884. Die Endospermbildung bei Daphne. Ber. d. D. bot. Ges.
— 1885. Zu Santalum und Daphne. Berichte d. D. bot. Ges. Bd. 3.
— 1886. Über fremdartige Bestäubung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 17.
— 1888. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Histol. Beitr. Heft 1. Jena.
— 1892. Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Hist. Beitr. Heft 4. Jena.
— 1892. Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr. Heft 4.
— 1893. Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen. Anat. Anzeiger Bd. 8.
— 1893. Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Jena.
— 1894. Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Zentralbl. Bd. 14.
— 1894. The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms. Ann. of Bot. Bd. 8.
— 1895. Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28.
— 1897. Über Zytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
— 1897. Über Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 30.
— 1898. Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31.
— 1899. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. Hist. Beitr. Heft 6. Jena.
— 1900. Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Zentralbl. Bd. 20.
— 1900. Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr. Heft 6. Jena.

Strasburger, E. 1900. Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitung Jahrg. 58.
— 1901. Über Befruchtung. Bot. Ztg. Abt. II.
— 1901. Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19.
— 1902. Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37.
— 1904. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot.
— 1904. Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen. (Festschrift f. Haeckel.) Denkschr. naturw. Ges. Jena. Bd. 11.
— 1904. Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. Ak. d. Wiss. Berlin, phys.-math. Kl. Bd. 18.
— 1905. Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen. Flora Bd. 95.
— 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Ergebnisse und Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
— 1907. Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44.
— 1907. Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. Bd. 1.
— 1908. Einiges über Characeen und Amitose. Wiener Festschrift. Wien.
— 1908. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45.
— 1909. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. Heft 7. Jena.
— 1909. Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 27.
— 1909. Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis-annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 1.
— 1909. Die Chromosomenzahlen der Wickstroemia indica (L.) C. A. Mey. Ann. du Jard. bot. de Buiten-Zorg. 3. Suppl.
— 1910. Chromosomenzahl. Flora Bd. 100.
— 1910. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48.
— 1910. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47.
— 1911. Kernteilungsbilder bei der Erbse. Flora Bd. 102.
Strasburger, E. und Mottier, D. M. 1897. Über den zweiten Teilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 15.
Stockberger, W. W. 1910. The effect of some toxic solutions in mitosis. Bot. Gazette Bd. 49.
Stout, A. B. 1912. A comparison of the somatic and the reduction division in Carex aquatilis. Science n. s. Bd. 35.
Sturtevant, A. H. 1915. The behaviour of the chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre Bd. 13.
Suessenguth, K. 1921. Bemerkungen zur meiotischen und somatischen Kernteilung bei einigen Monokotylen. Flora Bd. 114.
— 1921. Beiträge zur Frage der systematischen Anschlüsse der Monokotylen. Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. 38.
— 1923. Über die Pseudogamie bei Zygopetalum Mackayi Hook. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 41.
Sugiura, T. 1925. Meiosis in Tropaeolum majus L. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
— 1925. On the meiotic division of pollenmothercells of Polygonum Savatieri Nakai. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 39.
Surface, F. M. 1905. Contribution to the life-history of Sanguinaria canadensis. Ohio Natur. Bd. 6.
— 1916. Studies on oat breeding. III. On the inheritance of certain glume characters in the cross Avena fatua × A. sativa var. Kherson. Genetics Bd. 1.
Svedelius, N. 1904. On the life-history of Enalus acoroides. Ann. of the R. Bot. Gard. Peradeniya.
— 1910. Om den florale organisationen hos aracésläktet Lagenandra (m. deutschem Resumé). Svensk bot. Tidskr. Bd. 4.
Svensson, H. 1922. Embryologien hos Lycopsis arvensis L. Svensk bot. Tidskr. Bd. 16.

Svensson, H. G. 1925. Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endospermbildung In.-Diss. Upsala.
S: son Stenar, A. H. 1925. (siehe unter Stenar).
Sykes, M. G. 1908. Nucleardivision in Funkia. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
— 1908. Note of the number of the somatic chromosomes in Funkia. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
— 1909. Note on the nuclei of some unisexual plants. Ann. of Bot. Bd. 23.
Sypkens, B. 1904. Die Kernteilung bei Fritillaria imperialis. Rec. des Trav. bot. Néerl. Bd. 1.

T

Täckholm, G. 1914. Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von Lopezia coronata Andr. Svensk bot. Tidskr. Bd. 8.
— 1915. Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 9.
— 1916. Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattung Cosmidium und Cosmos. Svensk bot. Tidskr. Bd. 10.
— 1920. On the cytology of the genus Rosa. A preliminary note. Svensk bot. Tidskr. Bd. 14.
— 1922. Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Horti Bergiani Bd. 7.
Täckholm, G. und Söderberg, E. 1918. Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. Svensk bot. Tidskr. Bd. 12.
— — 1918. Über die Pollenentwicklung bei Cinnamonum nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. Ark. Bot. Bd. 15.
Tahara, M. 1910. Über die Zahl der Chromosomen von Crepis japonica Benth. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 24.
— 1910. Über die Kernteilung bei Morus. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 24.
— 1914. Cytological studies on Chrysanthemum. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 28 u. 29.
— 1915. Cytological investigation on the root-tips of Helianthus annuus, with special reference to the behaviour of the nucleolus. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 29.
— 1915. Parthenogenesis in Erigeron annuus. Pers. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 29.
— 1915. The chromosomes of Papaver. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 29.
— 1921. Cytological study of a few Compositae. Coll. Sc. Tokyo Bd. 43.
Tahara, M. and Ischikawa, M. 1911. The number of the chromosomes of Crepis lanceolata var. platyphyllum. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 25.
Takamine, N. 1916. Über die ruhenden und die präsynaptischen Phasen der Reduktionsteilung. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 30.
— 1923. On the effect of ultraviolet rays upon nuclear divisions of plants. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 37.
Tammes, T. 1923. Das genotypische Verhältnis zwischen dem wilden Linum angustifolium und dem Kulturlein, Linum usitatissimum. Genetica Bd. 5.
Tamura, O. 1923. Morphologische Studie über Chromosomen und Zellkerne. Arch. f. Zellforsch. Bd. 17.
Tanji, Sh. 1925. Chromosome numbers of wild barley. Bot. Magaz. Tokyo. Bd. 39.
Tangl, E. 1882. Die Kern- und Zellteilungen bei der Bildung des Pollens von Hemerocallis fulva L. Denkschr. f. Kais. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 45.
— 1884. Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Wien Bd. 90.
Tannert, P. 1905. Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von Avena sativa L. Diss. Zürich.
Tassi, F. 1898. Dello sviluppo dell' ovulo e del sacco embrionale nella Tibouchina holosericea. Bollet. Labor. ed Ort. bot. Siena Bd. 1.
Taylor, W. R. 1920. A morphological and cytological study of reproduction in the genus Acer. Contrib. from the Bot. Labor. Univ. Pennsylvania Bd. 5.
— 1921. The embryogeny of Cyrtanthus parviflorus Baker. Am. Journ. of Bot. Bd. 8.
— 1922. Organisation of heterotypic chromosomes. Science Bd. 56.
— 1924. Cytological studies on Gasteria I. Chromosome shape and individuality. Am. Journ. of Bot. Bd. 11.
— 1925. The chromosome morphology of Veltheimia, Allium and Cyrtanthus. Am. Journ. of Bot. Bd. 12.

Taylor, W. R. 1925. Cytological studies on Gasteria. II. A comparison of the chromosomes of Gasteria, Aloë and Haworthia. Am. Journ. of Bot. Bd. 12.
— 1925. Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. Am. Journ. of Bot. Bd. 12.
Terby, J. 1922. La constance du nombre des chromosomes et de leurs dimensions dans le Butomus umbellatus. La Cellule Bd. 32.
— 1923. Etude d'un cas de caryocinèse irrégulière dans le rhizone du Butomus umbellatus. Bull. Soc. R. Bot. Belg. Bd. 56.
Thoday (Sykes), M. G. 1911. On the histological relations between Cuscuta and its host. Ann. of Bot. Bd. 25.
Thomas, E. 1900. Double fertilization in a Dicotyledon (Caltha palustris). Ann. of Bot. Bd. 14.
— 1900. On the presence of vermiform nuclei in a Dicotyledon. Ann. of Bot. Bd. 14.
— 1907. Some aspects of double fertilization in plants. Sc. Progress Bd. 1.
Thomson, R. B. 1905. The megaspore-membrane of the Gymnosperms. Univ. of Toronto Studies, Biol. Ser. Nr. 4.
— 1905. Preliminary note on the Araucariaceae. Science N. S. Bd. 22.
— 1907. The Araucariaceae „Proto-Siphonogamie" method of fertilization. Science N. S. Bd. 25.
— 1908. Note on the pollen of Microcachrys. Bot. Gazette Bd. 46.
— 1909. The megasporophyll of Saxegothaea and Microcachrys. Bot. Gazette Bd. 47.
— 1909. On the pollen of Microcachrys tetragona. Bot. Gazette Bd. 47.
— 1915. Preliminary note on the morphology of Gnetum. Am. Journ. of Bot. Bd. 2.
— 1916. The morphology and affinities of Gnetum. Am. Journ. of Bot. Bd. 3.
Tieghem, Ph. van. 1896. Sur l'organisation florale des Balanophoracées. Bull. de la Soc. Bot. de France Bd. 43.
Tischler, G. 1899. Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. Diss. Bonn.
— 1900. Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von Corydalis cava. Verhandl. nat.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 6.
— 1901. Über Heteroderagallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19.
— 1903. Über eine merkwürdige Wachstumserscheinung in den Samenanlagen von Cytisus Adami Poir. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.
— 1903. Über Embryosackobliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 15.
— 1906. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42.
— 1906. Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryoniabastard. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 24.
— 1907. Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. (V. M.) Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25.
— 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
— 1910. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.
— 1910. Untersuchungen über den Stärkegehalt des Pollens tropischer Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47.
— 1912. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermenfrüchten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 52.
— 1912. Untersuchungen über die Beeinflussung der Euphorbia cyparissias durch Uromyces Pisi. Flora Bd. 104.
— 1914. Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 55.
— 1915. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progressus rei bot. Bd. 5.
— 1917. Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosackes von Lythrum Salicaria. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 35.
— 1918. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". Flora N. F. Bd. 11.
— 1919. Untersuchungen über den Riesenwuchs von Phragmites communis var. Pseudodonax. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 36.

Tischler, G. 1920. Über die sogenannten „Erbsubstanzen" und ihre Lokalisation in der Pflanzenzelle. Biol. Zentralbl. Bd. 40.
— 1921. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin.
— 1924. Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64.
— 1925. Die zytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibliographia genetica Bd. 1.
Tillman, O. J. 1906. The embryosac and embryo of Cucumis sativus. Ohio Naturalist Bd. 6.
Timberlake, H. G. 1900. The development and function of the cellplate in higher plants. Bot. Gazette Bd. 30.
Tison, A. 1919. Sur le suspenseur du Trapa natans L. Rev. gén. de Bot. Bd. 31.
Tokugawa, Y. and Kuwada, Y. 1924. Cytological studies on some garden varieties of Canna. Japan. Journ. of Bot. Bd. 2.
Torrey, J. C. 1902. Cytological changes accompanying secretion of diastase. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 29.
Toumey. 1900. An inquiry into the cause and nature of crown-gall. Arizona Exp. Stat. Bull. Bd. 33.
Tournois, J. 1911. Formations d'embryons chez le houblon par l'action du pollen de Chanore. Compt. rend. Bd. 153.
— 1914. Etudes sur la sexualité du houblon. Ann. Sc. nat. (9) Bot. Bd. 19.
Tretjakow, S. 1895. Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 13.
Treub, M. 1879. Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées. Versl. en Meded. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam afd. Natuurkunde Bd. 19.
— 1879. Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. Compt. rend.
— 1880. Notices sur les noyaux de cellules végétales. Arch. de Biol. Bd. 1.
— 1880. Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. néerland. Bd. 15.
— 1881. Abnormaal gezwollen ovarien van Liparis latifolia. Nederl. Kruidk. Arch. Ser. 2, Teil 3.
— 1882. De kiemontwikkeling der Burmanniaceen. Proces Verbaal van de gewone vergaderingen d. K. Ac. v. Wetensch.
— 1882. Observations sur les Loranthacées. Ann. Sc. Nat. Bot. VI, Bd. 13.
— 1882. Erwiderung. Flora Bd. 65.
— 1883. Observations sur les Loranthacées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 3.
— 1883. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. III. Gonyanthes candida, Burmannia javanica. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 3.
— 1883. L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 3.
— 1884. Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. V. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 4.
— 1884. Recherches sur les Cycadées III. Embryogénie du Cycas cirinalis. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 4.
— 1885. Recherches sur les Cycadées XII. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 2.
— 1885. Observations sur les Loranthacées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 2.
— 1886. Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'Heterodera javanica dans les racines de la canne à sucre. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 6.
— 1891. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 10.
— 1898. L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 15.
— 1902. L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta Vahl. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 3.
— 1905. L'apogamie de l'Elatostema acuminatum Brongn. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Ser. III, Bd. 5.
— 1911. Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes. Nouvelles recherches. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Ser. II, Bd. 9.
Treub et Mellink. 1880. Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Arch. néerland. Bd. 15.
Tschermak, E. und Bleier, H. 1926. Über fruchtbare Aegilops-Weizenbastarde. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 44.
Tschernoyarow, M. 1914. Über die Chromosomenzahl und besonders beschaffene Chromosomen im Zellkerne von Najas major. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 32.

Tschernoyarow, M. 1915. Les nouvelles données dans l'embryologie du Myosurus minimus L. Mém. Soc. Nat. Kiew Bd. 19.
— 1924. Formation des chromosomes pendant la division hétérotypique chez Najas major All. Bull. Jard. bot. Kieff.

U

Umiker, O. 1920. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an Helosis guyanensis Rich. In.-Diss. Zürich.
Unna, P. G. und Fein, H. 1921. Zur Chromolyse des pflanzlichen Kernkörperchens. Biol. Zentralbl. Bd. 41.
Urban, J. 1881. Die Bestäubungsvorrichtungen bei den Lobeliaceen nebst einer Monographie der afrikanischen Lobeliaceengattung Monopsis. Jahrb. d. K. bot. Gartens zu Berlin Bd. 1.
Usteri A. 1907. Studien über Carica Papaya L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25.

V

Vandendries, R. 1909. Contribution à l'étude du développement des Crucifères. La Cellule Bd. 25.
— 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères II. L'archésporium dans le genre Cardamine. La Cellule Bd. 28.
Vejdovský und Mrázek. 1898. Zentrosom und Periplast. Sitz.-Ber. d. K. böhm. Ges. d. Wiss. Prag.
Velser, J. 1913. Zur Entwicklungsgeschichte von Akebia quinata Decne. Diss. Bonn.
Vermoessen, C. 1911. Contribution à l'étude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les Angiospermes. (Neottia ovata, Orchis latifolia, O. maculata, Epipactis palustris, E. latifolia.) La Cellule Bd. 27.
Vesque, J. 1878. Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. de Soc. nat. Bot. Ser. VI, Bd. 6.
— 1879. Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. de Sc. nat. Bot. Bd. 8.
Voigt, A. 1888. Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg Bd. 7.
Vollmann, F. 1909. Die Bedeutung der Bastardierung für die Entstehung von Arten und Formen in der Gattung Hieracium. Ber. d. bayr. bot. Ges. Bd. 12.
Vries, H. de 1899. Sur la fécondation hybride de l'albumen. Compt. rend. Ac. Sc.
— 1900. Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Mais. Rev. génér. Bot. Bd. 12.
— 1924. Preferential fertilization in Oenothera Lamarckiana. Bot. Gazette Bd. 77.
— 1925. Sekundäre Mutationen von Oenothera Lamarckiana. Zeitschr. f. Bot. Bd. 17.
— 1925. On physiological chromomeres. La Cellule Bd. 35.
Vries, H. de and Boedyn, K. 1924. Doubled chromosomes of Oenothera Lamarckiana semigigas. Bot. Gazette Bd. 78.
— — 1924. Die Gruppierung der Mutanten von Oenothera Lamarckiana. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 42.
— — 1925. On the distribution of mutant characters among the chromosomes of Oenothera Lamarckiana. Genetics Bd. 8.
Vuillemin, P. 1915. L'androcée des Tropéolacées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris Bd. 161.

W

Wager, H. 1904. The nucleolus and nuclear divisions in the root apex of Phaseolus. Ann. of Bot. Bd. 18.
Wakker, J. H. 1896. Die generative Vermehrung des Zuckerrohrs. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 65.
Waldersdorff, v. M. 1924. Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmyzelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv Bd. 6.
Walker, C. E. and Tozer, F. M. 1909. Observations on the history and possible funktion of the nucleoli in the vegetative cells of various animals and plants. Quart. Journ. Exp. Phys. Bd. 11.

Ward, H. W. 1880. On the embryosac and development of Gymnadenia conopea. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. Bd. 20.
— 1880. A contribution to our knowledge of the embryosac in Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot. London Bd. 17.
Warth, G. 1923. Über Fuchsien mit verschieden gestalteten Pollen und verschiedener Chromosomenzahl. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 41.
— 1880. A contribution to our knowledge of the embryosac in Angiosperms. Journ. Linn. Soc. London Bd. 17.
Wasielewski, v. 1904. Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose II. Abschnitt. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39.
Weatherwax, P. 1919. Gametogenesis and fecondation in Zea Mays as a basis of xenia and heredity in endosperm. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 46.
Webb, J. E. 1902. A morphological study of the flower and embryo of Spiraea. Bot. Gazette Bd. 33.
Webber, H. J. 1892. Phenomena and development of fecondation. Am. Naturalist Bd. 26.
— 1897. The development of the antherozoids of Zamia. Bot. Gazette Bd. 24.
— 1897. Antherozoids of Zamia integrifolia. Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.
— 1897. Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Ginkgo. Bot. Gazette Bd. 24.
— 1897. Peculiar structures occuring in the pollen tube of Zamia. Bot. Gazette Bd. 23.
— 1898. Are blepharoplasts distinct from centrosomes? Science N. S. Bd. 7.
— 1898. Origin and homologies of the blepharoplasts. Science N. S. Bd. 8.
— 1900. Xenia, or the immediate effect of pollen in Maize. U. S. Dep. of Agric. Bull.
— 1901. Further notes on the spermatogenesis of Zamia. Science N. S. Bd. 13.
— 1901. Spermatogenesis and fecundation of Zamia. U. S. Dep. of Agr. Bull. 2.
Wefelscheid, G. 1911. Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der dikotylen Angiospermen. Diss. Bonn.
Weinzieher, S. 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Xyris indica L. Flora Bd. 106.
Wellington, R. 1913. Natural and artificial parthenogenesis in the genus Nicotiana. Am. Naturalist Bd. 47.
Welsford, E. J. 1914. The genesis of the male nuclei in Lilium. Ann. of Bot. Bd. 28.
Weniger, W. 1917. Development of embryosac and embryo in Euphorbia Presslii and Euph. splendens. Bot. Gazette Bd. 63.
— 1918. Fertilization in Lilium. Bot. Gazette Bd. 66.
Went, F. A. F. C. 1887. Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 5.
— 1887. Etude sur la forme du sac embryonnaire des Rosacées. Ann. Sc. nat. Bot. Ser. VII, Bd. 6.
— 1908. The development of the ovule, embryosac and egg in the Podostemaceae. Rec. Trav. Bot. Néerl. Bd. 5.
— 1910. Untersuchungen über Podostemaceen. Verh. K. Ak. Wetensch. Amsterdam 2. Sekt. Bd. 16.
— 1912. Untersuchungen über Podostemonaceen II. Verh. K. Ak. Wetensch. Amsterdam 2. Sekt. D. 17.
Went, F. A. F. C. and Blaouw, A. H. 1905. A case of apogamy with Dasylirion acrotrichum Zucc. Rec. Trav. Bot. Néerl. Bd. 2.
Werner, El. 1914. Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beihefte z. Bot. Zentralbl. Bd. 32.
West, C. and Lechmere, A. E. 1915. On chromatin extension in pollenmothercells of Lilium candidum. Ann. of Bot. Bd. 29.
Westermaier, M. 1890. Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nov. act. Leop. Bd. 57.
— 1896. Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beitr. z. Wiss. Bot. Bd. 1, Abt. II. Stuttgart.
— 1896. Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe". Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 14.
— 1898. Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 16.
Wettstein, R. 1925. Fakultative Parthenogenesis beim Hopfen (Humulus Lupulus). Flora Bd. 18/19. Goebel-Festschrift.

White, O. E. 1913. The bearing of teratological development in Nicotiana on theories of heredity. Am. Naturalist Bd. 47.
Wiegand, K. M. 1898. Notes on the embryology of Potamogeton. Bot. Gazette Bd. 25.
— 1899. The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Bot. Gazette Bd. 28.
— 1900. The development of the embryosac in some monocotyledonous plants. Bot. Gazette Bd. 30.
Wildemann, E. de. 1891. Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse du règne végétal. Ann. de la Soc. Belge de Microsc. Bd. 15.
— 1891. Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales. Bull. de l'Ac. R. de Belgique Bd. 21.
— 1891. Sur les sphères attractives dans les cellules végétales. Bull. Soc. bot. Belgique. Bd. 30.
Wille, N. 1882. Om Pollenkornenes Udvikling hos Juncaceer og Cyperaceer. Christ. Vid. Forhandl.
— 1886. Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen. Christiania Vidensk. Selsk. Forhandl.
Williams, C. L. 1899. The origin of the karyokinetic spindle in Passiflora coerulea Linn. Proc. Cal. Ac. Sc. Ser. III, Bot. Bd. 1.
Willis, J. C. 1895. Contributions to the nat.-hist. of the flower. I. Fertilization of Claytonia, Phacelia and Monarda. Journ. Linn. Soc. Bot. Bd. 30.
Windel, E. 1916. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes in wachsenden Haaren. Beitr. z. allgem. Bot. Bd. 1.
Winge, Ö. 1913. Oogenesis hos Senecio. Dansk bot. Tidskr. Bd. 33.
— 1914. The pollination and fertilization processus in Humulus Lupulus L. and H. Japonicus Sieb. et Zucc. Compt. rend. Lab. Carlsberg Bd. 11.
— 1917. The Chromosomes. Their numbers and general importance. Compt. rend. Trav. lab. Carlsberg Bd. 13.
— 1917. Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. Diss. Koebnhavn. Compt. rend. Lab. Carls. Kopenhagen.
— 1919. On the relation between number of chromosomes and number of types in Lathyrus especially. Journ. of Genetics Bd. 8.
— 1923. On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. Compt. rend. Trav. Lab. Carlsberg Bd. 15.
— 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. Hereditas Bd. 5.
— 1925. Contributions to knowledge of chromosome numbers in plants. La Cellule Bd. 35.
Winkler, H. 1904. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.). C. A. Mey. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22.
— 1906. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.). C. A. Mey. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Bd. 20.
— 1908. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. Bd. 2. Jena.
— 1909. Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 26.
— 1909. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 25.
— 1909. Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. Bd. 1.
— 1910. Über das Wesen der Pfropfbastarde. V. M. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 28.
— 1910. Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 2.
— 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8.
— 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920.
Wirz, H. 1910. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Sciaphila spec. und von Epirrhizanthes elongata Bl. Flora Bd. 101.
Wisselingh, C. van. 1899. Über das Kerngerüst. Bot. Zeitung Bd. 57, I. Abt.
Wolpert, J. 1909. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula. Flora Bd. 100.
Woodburn, W. L. 1911. Development of the embryosac and endosperm in some seedless persimmons. Bull. of the Torrey bot. Club Bd. 38.

Woolery, R. 1915. Meiotic divisions in the microspore mothercells of Smilacina racemosa (L.) Desf. Ann. of Bot. Bd. 29.
Worsdell, W. C. 1895/97. On the development of the ovule of Christisonia, a genus of the Orobanchaceae. Journ. of Linn. Soc. Bot. Bd. 31.
Wóycicki, Z. 1906. Über die Einwirkung des Äthers und des Chloroforms auf die Teilung der Pollenmutterzellen und deren Produkte bei Larix dahurica. Bull. de l'Ac. des Sciences de Cracovie.
— 1907. Die Kerne in den Zellen der Suspensorfortsätze bei Tropaeolum majus L. Bull. de l'Ac. des Sciences de Cracovie.
— 1907. Über den Bau des Embryosackes bei Tropaeolum majus L. Bull. de l'Ac. des Sciences de Cracovie.
— 1910. Zur Zytologie der hyperhydrischen Gewebe bei Solanum tuberosum L. Sitz.-Ber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. Bd. 5.
— 1911. Die Endphasen der Pollenentwicklung bei Yucca recurva Salisb. Sitz.-Ber. d. Warschauer Ges. d. Wiss.
— 1916. Les cellules nourricières du pollen et le periplasmodium chez certaines Malvacées. Spr. Tow. Nauk. Warsz. Nr. 9.
— 1917. Recherches sur les Malvacées. La formation du pollen chez Malva silvestris L. et Althaea officinalis L. Prace Tow. Nauk. Warsz. N. 26.
— 1921. Développement des anthères et formation des grains des pollen chez l'hybride stérile de Nicotiana atropurpurea Hort. × Nicotiana silvestris Speg. et Comes. Disciplin. biol. Archiv Soc. Sc. Varsaviensis Bd. 1.
— 1923. Einige Bemerkungen über Prothallien und Archegonien bei Larix dahurica Turcz. und Larix europaea DC. Act. Soc. Bot. Polon. Bd. 1.
— 1923. Quelques remarques à propos de mes recherches sur la formation du pollen chez les Malvacées. Act. Soc. Bot. Polon. Bd. 1.
Würdinger, M. 1910. Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von Euphrasia Rostkoviana. Denkschr. Wien. Ak. Bd. 85.
Wylie, R. B. 1904. The morphology of Elodea canadensis. Bot. Gazette Bd. 37.
— 1922. A note on the sperms of Vallisneria. Science Bd. 56.
— 1923. Sperms of Vallisneria spiralis. Bot. Gazette Bd. 75.

Y

Yamaha, G. and Sinotô, Y. 1925. On the behaviour of the nucleolus in the somatic mitosis of higher plants, with microchemical notes. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 34.
Yamanouchi, Sh. 1901. Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. V. M. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 10.
Yamaguchi, Y. 1918. Beitrag zur Kenntnis der Xenien bei Oryza sativa L. Bot. Magaz. Tokyo. Bd. 32.
Yampolsky, C. 1925. Die Chromosomen in der männlichen Pflanze von Mercurialis annua. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 43.
Yasui, K. 1915. Studies of Diospyros Kaki. Bot. Gazette Bd. 60.
— 1921. On the behaviour of chromosomes in the meiotic phase of some artifically raised Papaver hybrids. Bot. Magaz. Tokyo Bd. 35.
York, H. H. 1904. The embryosac and embryo of Nelumbo. Ohio Naturalist Bd. 4.
— 1913. The origin and development of the embryosac and embryo of Dendrophthora opuntioides and D. gracile I, II. Bot. Gazette Bd. 56.
Young, M. S. 1907. The male gametophyte of Dacrydium. Bot. Gazette Bd. 44.
Young, M. L. 1910. The morphology of the Podocarpineae. Bot. Gazette Bd. 50.
Young, W. J. 1905. The embryology of Melilotus alba. Proc. Ind. Acad. Sc.
— 1922. Potato ovules with two embryosacs. Am. Journ. of Bot. Bd. 9.
— 1923. The formation and degeneration of germ cells in the potato. Am. Journ. of Bot. Bd. 10.

Z

Zacharias, E. 1882. Über den Zellkern. Bot. Zeitung Bd. 40.
— 1885. Über den Nukleolus. Bot. Zeitung.
— 1888. Über Strasburgers Schrift „Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche". Jena 1888. Bot. Ztg. Bd. 46.
— 1894. Einige Bemerkungen zu Farmers Untersuchungen über Zell- und Kernteilung. Bot. Zeitung.
— 1895. Über das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. Flora Bd. 81.

Zacharias, E. 1902. Über die „achromatischen" Bestandteile des Zellkerns. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20.
— 1903. Vortrag über Kinoplasma, gehalten auf der Hamburger Naturforscherversammlung 1901. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21.
Zaitzev, R. S. 1923. On the fructification in the inter species hybrids of Cotton. Bull. applied Bot. Bd. 13.
— 1923. A hybrid between asiatic and american cotton plants, Gossypium herbaceum L. and Gossypium hirsutum L. Bull. applied Bot. Bd. 13.
Zalewski. 1882. Über die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Liliaceen.
Zhukovsky, P. M. 1923. Persian wheat. Triticum persicum Vav. in Transcaucasia. Bull. applied Bot. Bd. 13.
Ziegler, A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. Bot. Archiv Bd. 9.
Zimmermann, A. 1893. Über das Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle Bd. 2.
— 1893. Über Proteinkristalloide. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle Bd. 2.
— 1896. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena.
Zinger, N. 1898. Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Büten und Infloreszenzen bei Cannabineen. Flora Bd. 85.

Pflanzenverzeichnis.

Ein * bedeutet Abbildung; die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den systematischen Teil.

A

Abies 88, 196, 198, 207, 215, 216, 219, 224, 225*, 226, 228*, 229*, 233, 236, 238, **397**.
Abieteae 204, 238, 364, 369, **393**.
Abutilon 601, **602**.
Acacia **574**.
Acalypha **590**.
Acanthaceae 298, **679**.
Acantholimon **646**.
Acanthus 352, **679**.
Acer **597**.
Aceraceae **597**.
Achillea 6, 55*, 56, **701**.
Acicarpha **693**.
Aconitum 78, 88, 260, 270, 280, 293, 321, 322, 345, **539**.
Acorus **446**.
Actaea **538**.
Actinophloeus **444**.
Actinostrobus **403**.
Adenocaulon **699**.
Adenostyles **694**.
Adonis **543**.
Adoxa 5, 51, 59, 60*, 61*, 62*, 63*, 64*, 65*, 83, 117*, 118, 260*, 273, 285, 302, 306, 320, 346*, **685**.
Adoxaceae 360.
Aechmea **453**.
Aegiceras **642**.
Aegilops **437**.
Aegopodium **636**.
Aesculus **598**.
Aethusa **637**.
Agapanthus **462**.
Agathis 216, 223, 237, 238, **393**.
Agathosma **586**.
Agave 6, 44, 87, **488**.
Ageratum **694**.
Aggregatae 260.
Aglaonema 296, **447**.
Agraphis **479**.
Agrimonia 275, 357*, **572**.
Agrostemma 260, 530, **531**.
Ailanthus **587**.
Ajuga **660**.
Ajugoideae **660**.
Aizoaceae **530**.
Akebia **543**.
Alangiaceae **616**.
Alangium **616**.
Albuca **477**.
Alchimilla 97*, 275*, 300, 307*, 309, 328*, 329, 331, 332, 333, 334*, 335, 339, 372, **569**.
Alchornea **590**.
Alecterolophus 120*, 349, **674**.
Alisma 12, 13, 14, 241, 266, 339, 366, **426**.
Alismataceae **425**.
Alliaria **549**.
Allionia **529**.
Allium 12, 13, 18*, 19*, 23, 25, 27, 28*, 35, 36, 44*, 46, 48, 53*, 88, 118, 132, 134, 135, 136*, 143, 147, 150, 160, 161*, 166, 293, 320, 322, 329, 342*, 370, **462**.
Alnus 115, 116, 148, **515**.
Aloe 3, 58, 84, 122*, **462**.
Alopecurus 89, **433**.
Alstroemeria **489**.
Althaea 263, 601, **602**.
Alyssum **552**.
Amarantaceae **528**.
Amarantus **529**.
Amaryllidaceae 7, 274, **484**.
Amaryllis **485**.
Ambrosia 246.
Amentaceae 344.
Amentiferae 294.
Ammi **636**.
Amomum **492**.
Ampelopsis (s. auch Parthenocissus) 251, 270, **600**.
Amsonia **651**.
Amygdalus **574**.
Anacamptis **499**.
Anacardiaceae **595**.
Anagallis **644**.
Ananas 36, 340, **452**.
Anchusa **658**.
Andromeda **642**.
Andropogon 260, **432**.
Androsace **645**.
Anemone 89, 298, **540**.
Anemonella 298, **540**.
Anethum **637**.
Angelica **637**.
Angiospermae **416**.
Anoda 601, **602**.

Anona 246, **546**.
Anonaceae 245, **546**.
Antennaria 277, 285, 330, 331, 333, 334, 335, 339, 352, 372, **698**.
Anthemideae 363, **701**.
Anthemis 56, 66, **701**.
Anthericum **496**.
Antholyza **490**.
Anthriscus **635**.
Anthurium 98, 281, **445**.
Antirrhinum 168, 176, 181, 183, **671**.
Aphelandra 298, **680**.
Apetalae **503**.
Apinagia **556**.
Apium **636**.
Apocynaceae 102, 245, **651**.
Apocynum **651**.
Aponogeton 366, **424**.
Aponogetonaceae **424**.
Apteria **496**.
Aquifoliaceae **596**.
Aquilegia 273, 298, **538**.
Arabis 367.
Araceae 261, 296, 355, **445**.
Arachis **576**.
Aralia 281, **634**.
Araliaceae **634**.
Araucaria 203, 205, 206*, 207, 212, 216, 223, 238, **394**.
Araucarieae 204, 205, 364, **393**.
Arauja **652**.
Arbutus **641**.
Arceutobium 239.
Archangelica **637**.
Archichlamydeae **503**.
Arctium **708**.
Arctostaphylos **642**.
Ardisia **642**.
Areca **443**.
Arenaria **531**.
Arisaema **449**.
Arisarum **449**.
Aristolochia **525**.
Aristolochiaceae 245, **525**.
Aristolochiales **525**.
Armeniaca **574**.
Armeria **646**.
Aroideae 102.
Arum 9, 241, **448**.
Asarum **525**.
Asclepiadaceae 102, 245, 260, 303, **651**.
Asclepias 14, 248, 256*, 260, 266, 267, 311, **651**.
Asimina **546**.
Asparagus 91, 92, 270, **481**.
Asperugo **657**.
Asperula **683**.
Asperifolieae 260.
Asphodelus 245, **460**.
Aspicarpa **587**.
Aspidistra **483**.
Aster 279*, 280, 296, 298, 300, 322*, **695**.
Astereae **694**.
Astilbe 560, **561**.
Astrantia **635**.
Atamosco s. Zephyranthes **486**.
Athamantha **637**.
Atriplex **528**.
Atropa **664**.
Aucuba **638**.
Avena 90, 178, 181, 294, 360, **433**.
Avicennia **659**.
Azalea 251, 270.

B

Balanophora 285, 333, **524**.
Balanophoraceae **523**.
Balanopsidales **512**.
Ballota **662**.
Balsaminaceae 351, 360, **598**.
Balsamine **598**.
Barleria **680**.
Bartonia **611**.
Bartsia **675**.
Basella **530**.
Basellaceae **530**.
Batidales **514**.
Batrachium **542**.
Begonia 171, 251, 270, **611**.
Begoniaceae **611**.
Bellevalia 364.
Bellis **695**.
Bellucia **617**.
Beloperone **680**.
Benincasa **690**.
Bennettitales **384**.
Benthamia 275, **638**.
Berberidaceae **543**.
Berberis **544**.
Bertolonia **617**.
Berzelia **564**.
Beschorneria **488**.
Beta 3, 84, **528**.
Betula 307, **515**.
Betulaceae 275, 303, **515**.
Bidens **700**.
Bifora **636**.
Bignonia **676**.
Bignoniaceae **676**.
Biota 196.
Biscutella **549**.
Bletia **502**.
Blumenbachia **611**.
Boisduvalia **619**.
Bomarea **488**.
Borraginaceae 355, **656**.
Borraginoideae **657**.
Borrago **658**.
Bowenia 209*, 210, 235, **380**.
Brachysiphon **613**.
Brasenia 353.
Brassica 116, 137, **549**.
Briza 294, **434**.
Brodiea **466**.
Bromeliaceae **452**.
Bromus **434**.
Broughtonia 496, 497, **502**.

Bruckenthalia **641**.
Bruguiera **616**.
Brunella 346, 347*, **661**.
Brunia **564**.
Bruniaceae **564**.
Brunswigia **486**.
Bryonia 5, 175, **689**.
Bryonopsis **690**.
Bryophyllum **560**.
Buddleia **648**.
Bulbine 34, 166, **460**.
Bunchosia **587**.
Buphane **485**.
Bupleurum **636**.
Burmannia 68, 115, 331, 333, **495**.
Burmanniaceae 354, 373, **494**.
Butomaceae **426**.
Butomus 266, 280, 366, **426**.
Buxaceae **594**.
Buxus 10, **594**.
Byblis 281, 350, **679**.

C

Cabomba 245, 353, **534**.
Cactaceae **612**.
Caelebogyne 340, s. a. Alchornea.
Cajophora **611**.
Calenduleae **707**.
Calendula 4, 6, 55*, 56, 66, 359, **707**.
Calla 171, **448**.
Callipeltis 297*, **684**.
Callitrichaceae 350, **593**.
Callitriche 10, 260, 348*, 363, **593**.
Callitris 196, 216, 225, 238, **403**.
Callostemma **487**.
Calluna **641**.
Calopogon **501**.
Caltha 79*, 296, 298, **536**.
Calycanthaceae 332, **545**.
Calycanthus 52*, 90, 253, 254*, 255, 332*, 333, 334, 335, 340, 372, **545**.
Calyceraceae **693**.
Calyptrocalyx **443**.
Camellia **604**.
Camelliaceae **604**.
Campanula 243, 349*, 362, **691**.
Campanulaceae 350, 372, 373, **691**.
Campanulatae 373, **691**.
Cananga 246.
Canna 181, **492**.
Cannabis 247, 309, 333, **519**.
Cannaceae **492**.
Capnophyllum **637**.
Capparidaceae **548**.
Caprifoliaceae 360, 367, **684**.
Capsella 4*, 117, 118*, **551**.
Cardamine 188, 280, **550**.
Cardulovica **444**.
Carduus **708**.
Carex 249*, 363, **439**.
Carica 281, 371, **609**.
Caricaceae **609**.
Carpinus 277, 307*, 308, 369, **515**.
Carum **636**.
Carya **514**.
Caryophyllaceae **530**.
Carysta **444**.
Cassia 281, **574**.
Cassiope **642**.
Castanea 294, 296, 298, 369, **516**.
Castalia 353.
Casuarina 275, 277, 278*, 303, 307, 309, **504**.
Casuarinaceae **504**.
Catalpa 352, **676**.
Ceanothus 115.
Cedrus 236, **399**.
Celastraceae **596**.
Celastrales **594**.
Celosia 183, **528**.
Celtis **519**.
Centaurea **708**.
Centradenia **617**.
Centranthus **687**.
Centrolepidaceae **451**.
Centrolepis **451**.
Centrospermae 260, **526**.
Cephalaria **687**.
Cephalotaxus 196, 197, 218, 219, 230, 238, 368, **391**.
Ceramanthus **590**.
Cerastium **530**.
Cerasus **574**.
Ceratophyllaceae 326, 368, **535**.
Ceratophyllum 10, 245, 257, 353, 355*, **535**.
Ceratostigma **645**.
Ceratotheca **676**.
Ceratozamia 12, 204*, 207, 235, **380**.
Cercis **574**.
Cereus 260, **612**.
Cerinthe **658**.
Chaerophyllum **635**.
Chamaecyparis 196.
Chamaedorea 245, **444**.
Chamorchis 496, **498**.
Charitzania 270.
Chelidonium **547**.
Chenopodiaceae 36, 360, **528**.
Chenopodium **528**.
Chimoranthus **546**.
Chiniodoxa **480**.
Chlora 243, 649, **650**.
Chloranthaceae **509**.
Chlorophytum 34, 166, **460**.
Chondrilla 333, **714**.
Choripetalae 260, **503**.
Christisonia **677**.
Chrysalidocarpus **443**.
Chrysanthemum 36, 246, 248*, 275*, 297, 363, **701**.
Chrysocoma **697**.
Chrysosplenium 560, **562**.
Cicendia 243, **649**.
Cichoriaceae 102.
Cichorieae **708**.
Cichorium **708**.

Cicuta **636**.
Cineraria **706**.
Cinnamomum **546**.
Circaea 106*, 107*, 281, 359, **631**.
Cirsium **708**.
Cissus 107, **600**.
Cistaceae 275, **607**.
Cistus **607**.
Citrullus 690, **691**.
Citrus **586**.
Cladanthus **701**.
Cladopus **556**.
Clarkia 38, 281, 359, **618**.
Claytonia **530**.
Clematis 270, 298, **541**.
Cleome **548**.
Clerodendron 107, **659**.
Clethra **641**.
Clethraceae **639**.
Clintonia 281*, 284, 289, 371, **466**.
Clivia 9, **485**.
Cneoraceae **585**.
Cneorum **585**.
Cobaea 122*, 244, 246, 366, 367, **654**.
Cochlearia **549**.
Cocos **444**.
Codiaeum **590**.
Codonopsis **692**.
Coeloglossum **499**.
Coelogyne **497**.
Coffea 281, **682**.
Coix **432**.
Colchicum **460**.
Coleonema **586**.
Coleus 106, 107, **663**.
Collomia **655**.
Columniferae 262, 263*.
Colutea 102, 356, **576**.
Commelina 242*, 365, **455**.
Commelinaceae 241, 365, 366, **453**.
Compositae 243, 261, 275, 277, 280, 283, 289, 291, 294, 296, 298, 303, 314, 317, 323, 326, 359, 360, 363, 366, 369, 370, 371, 373, **693**.
Coniferae 193, 203, 204, 205, 207, 211, 213, 222, 230, 231, 233, 235, 238, 305, 364, **385**.
Conium **636**.
Contortae **648**.
Convallaria 267, 270, **482**.
Convolvulaceae **654**.
Convolvulus **654**.
Conyza 296, **697**.
Cooperia **486**.
Corallorrhiza 496, 497, **502**.
Corchorus **601**.
Cordia **656**.
Cordioideae **656**.
Coriandrum **636**.
Coriaria **595**.
Coriariaceae **595**.
Cornaceae **638**.
Cornus 251, 270, **638**.
Corydalis 81*, 102, 357*, 358*, **548**.
Corylus 277, 307, 309, 369, **515**.
Corytoloma **678**.
Cosmidium 295, **701**.
Costus **492**.
Cotula **701**.
Cotyledon **560**.
Crataegomespilus 148.
Crassocephalum **707**.
Crassula **560**.
Crassulaceae 137, 355, 372, **559**.
Crataegus 293, **566**.
Crepidiastrum 362.
Crepis 4*, 5, 6, 11, 55*, 65, 66, 67*, 165, 182, 360, **708**.
Crinum **486**.
Crocus **491**.
Crossandra **680**.
Crotalaria 312, **574**.
Crucianella 281, **683**.
Cruciferae 5, 316, **549**.
Cryptanthus **452**.
Cryptomeria 196, 212, 214, 216, 222, 223, **402**.
Cryptophragmium **680**.
Crytotaenia **636**.
Cucumis 106, 690, **691**.
Curcurbita 126, 142, 243, 359, **690**.
Cucurbitaceae 274, 308, **689**.
Cucurbitales 373, **688**.
Culcitium **707**.
Cunnighamia 194*, 196, 210, 212, 213, 214, 215*, 216, 218, 222, 225*, 228, 235, 238, **401**.
Cuphea **616**.
Cupresseae 196, 197, 204, 207, 218, 224, 369, **393**.
Cupressus 76, 80, 196, 207, 212, 213*, **404**.
Curculigo **489**.
Cuscuta **654**.
Cyanastraceae **457**.
Cyanastrum **457**.
Cycadaceae 213, 217, 235, 344, 364, 369, **377**.
Cycadales 193, 194, 199, 203, 207, 214, 221, 222, 235, 238, 245, 305, 364, 368, 369, **377**.
Cycadofilicales **377**.
Cycas 81, 117, 196, 202, 203, 215, 216, 218, 219, 222, 224*, 225, 230, 231, 232*, 233, 235, 238, **378**.
Cyclanthaceae **444**.
Cyclanthera **690**.
Cymbidium **502**.
Cynanchum 318, 339*, **653**.
Cynareae **708**.
Cynocrambaceae **529**.
Cynocrambe **529**.
Cynoglossum **657**.
Cynomoriaceae **633**.
Cynomorium 309, **633**.
Cyperaceae 245, 249, 250, 326, 360, 368, 373, **438**.
Cyperus **438**.

Cypripedilum 245, 293, 300, 318, 322, 359, 371, 372, 496, **497**.
Cyrtanthus 36, **487**.
Cytinus 281, **526**.
Cytisus 78, 149, **575**.

D

Dacrydium 216, **390**.
Dahlia 71, 277, **700**.
Dammara **393**.
Daphne **613**.
Dasylirion 340, **480**.
Datisca **611**.
Datiscaceae **611**.
Datura 19, 21, 163, 164, 165, 269, **665**.
Daucus **638**.
Davidia **638**.
Delphinium 88, 273, 293, 298, 300, 321, 322*, **539**.
Dendrophthora 339, **521**.
Dianthus **530**.
Diapensia **639**.
Diapensiaceae **639**.
Diapensiales **639**.
Dicentra **548**.
Dicotyledoneae **503**.
Dicraea 302*, **556**.
Dictamnus **586**.
Didiscus **635**.
Dieffenbachia 241, 281, **447**.
Diervilla **685**.
Digitalis 102, 164, 165, 349, **673**.
Dianella **460**.
Dimorphotheca **707**.
Diodia **683**.
Dioon 196, 201*, 203, 217*, 222, 225, 235, 238, **379**.
Dioscorea 98, 339, **490**.
Dioscoreaceae 98, 100, 245, **490**.
Diospyros 340, **647**.
Dipsacaceae 367, **687**.
Dipsacus **687**.
Dirca 269, **614**.
Disciphania **544**.
Disporum 46, **483**.
Dissotis **617**.
Distichia **458**.
Dolichos **579**.
Doronicum 66, 366, **704**.
Dorstenia 309, 333, **517**.
Draba 333, **551**.
Dracocephalum **661**.
Drimys 303, **545**.
Drosera 5, 36, 104, 105*, 162, 316, **553**.
Droseraceae **553**.
Drosophyllum **553**.
Drusa **635**.
Dypsis **443**.

E

Ebenaceae **647**.
Ebenales **647**.
Ecballium **690**.
Eccremocarpus **676**.
Echeveria 266, **560**.
Echinocystis **690**.
Echinodorus 426.
Echinops **708**.
Echium **659**.
Ehretia **656**.
Ehretioideae **656**.
Ehrharta **433**.
Eichhornia 79, 80*, 90, 268, **456**.
Elaeagnaceae 275, **615**.
Elaeagnus 115, **615**.
Elaeoselinum **638**.
Elatinaceae **606**.
Elatine 270, **606**.
Elatostema 331, 333, 339, **520**.
Elettaria **492**.
Elymus **438**.
Emilia 278*, **707**.
Empetraceae 248, 350, 372, **594**.
Empetrum 78, 348*, **594**.
Enalus 257, **428**.
Enantioblastae 260.
Encephalartos 196, 224, 230, 235, 238, **380**.
Entelea **601**.
Epacridaceae **642**.
Epacris **642**.
Ephedra 76, 83, 196*, 197, 204, 205*, 208, 210, 212, 213, 214, 217, 221, 222, 229*, 230, 232*, 233*, 234*, 238, 261, 285, 305, 344, 369, **406**.
Ephedroideae **406**.
Epidendrum 497, **502**.
Epilobium 66, 69, 140, 141*, 158, 159, 257, 269, 281, 359, **620**.
Epimedium **544**.
Epipactis 103, 284*, 285, 286, 305*, 370, 371, 496, **500**.
Epiphegis 339.
Epirrhizanthes **588**.
Eranthemum **680**.
Eranthis 273, **537**.
Erica 248, 641, **642**.
Ericaceae 248, 350, 368, 372, **640**.
Ericales **639**.
Erigeron 333, **696**.
Eriobotrya 275, **566**.
Eriocaulaceae **452**.
Eriocaulon 277, 327, **452**.
Erodium 260, **581**.
Erophila s. Draba.
Eryngium **635**.
Erythraea 243, 649, **650**.
Erythraeinae 244.
Erythronium 13, 318*, **474**.
Erythroxylaceae **585**.
Erythroxylum **585**.
Escallonia 560, **562**.
Eschscholtzia **547**.
Eualchimillae 331.
Eucharis **487**.
Euchlaena **432**.
Eucomis **478**.
Eupatorieae **694**.

Eupatorium 270, 271*, 333, 335, 352, **694**.
Euphorbia 10, 89*, 98, 100*, 101, 251, 285, 291, 292, 356, **590**.
Euphorbiaceae 98, 100, 101, 102, 286, 306, 309, 340, 371, **588**.
Euphrasia 78, 345, 349, 350*, **669**.
Eustrephus **481**.
Evonymus **596**.
Exacum **650**.

F

Fagaceae 275, 303, **516**.
Fagales **514**.
Fagopyrum **527**.
Fagus 369, **516**.
Farinosae 354, **451**.
Farmeria **556**.
Fatsia **634**.
Fedia 89, **687**.
Ferula **637**.
Ferulago **637**.
Ficaria 251, **542**.
Ficus 138, 309, 314, 327, 340, **517**.
Flagellaria **451**.
Flagellariaceae **451**.
Foeniculum **637**.
Forsythia **648**.
Fourcroya **488**.
Fragaria 327, **568**.
Francoa **562**.
Fraxinus **648**.
Freesia **490**.
Fritillaria 44, 81*, 269, 310*, 345, 357*, **472**.
Fuchsia 239, 240, 251, 269, 270, 280*, 281, 320*, **629**.
Fumana **607**.
Fumaria **548**
Funkia 3, 33, 58, 84, 118, 270, 327*, 328, **460**.

G

Gagea 310, 312, 313*, 314, **462**.
Galanthus 10, 13, 102, 133, **485**.
Galatella **697**.
Galeopsis 346, 347*, **662**.
Galinsoga **701**.
Galium 296, 366, **683**.
Galtonia 11, 20*, 23, 33, 36, 53, 59, 65, 66, 128, 133, 154, 155, 160, 277*, **475**.
Garcinia 289, 371, **605**.
Gardenia 107, **682**.
Garryales **512**.
Gasteria 36, **462**.
Gastrodia 88, 293, 300, 320, 322, 372, 496, 497, **499**.
Gaudinia **433**.
Gaultheria **641**.
Gaura **619**.
Geissoloma **612**.
Geissolomataceae **612**.
Gelsemium **649**.
Geniostoma **649**.
Genlisea **679**.
Gentiana 243, 649, **650**.
Gentianaceae 243, 244, **649**.
Gentianinae 244.
Gentianoideae **650**.
Geraniaceae 243, 261, 316, 367, **580**.
Geraniales 262, 367, 374, **579**.
Geranium 260, **581**.
Gesneriaceae 350.
Geum 275, **569**.
Gilia **655**.
Ginkgo 76, 193, 194, 195*, 196, 203, 210, 211, 213, 214, 218, 222, 230, 231, 232*, 235, 236, 238, 239, **384**.
Ginkgoaceae **384**.
Ginkgoales 203, 207, 221, 222, 238, 364, 369, **384**.
Gladiolus 46, **491**.
Glaucium 321, **547**.
Globularia **679**.
Globulariaceae 350, **679**.
Glochidion **590**.
Gloriosa **459**.
Glossocomia **692**.
Glumiflorae 260, 326, 373, **429**.
Gnaphalium **698**.
Gnetaceae **406**.
Gnetales 193, 198, 203, 204, 207, 212, 214, 230, 290, 305, 364, **406**.
Gnetoideae **411**.
Gnetum 197, 207, 208*, 212, 218, 221, 222, 223, 226*, 227*, 228, 230, 232*, 234, 238, 309, 368, 369, **411**.
Gnidia **615**.
Godetia 69, 276*, **630**.
Gomphocarpus **652**.
Gomphrena **529**.
Goniolimon **646**.
Gonyanthes **496**.
Goodeniaceae 350, **692**.
Goodyera **502**.
Gossypium **603**.
Gramineae 294, 296, 326, 371, 373, **429**.
Gronovia **611**.
Gruinales 260.
Guizotia **699**.
Gunnera 89, 285, 291, 309, 344, 371, **631**.
Guttiferae **604**.
Gymnadenia 318, 319*, 496, **499**.
Gymnosiphon **495**.
Gymnospermae **377**.
Gynandrae 260, s. a. Orchidaceae.
Gynoxys **707**.
Gynura **707**.
Gypsophila **530**.
Gyrostachys **500**.

H

Habenaria **499**.
Hablitzia **528**.
Haemanthus 118, **485**.
Halenia **650**.

Halorrhagaceae **631**.
Hamamelidaceae **564**.
Hamamelis **564**.
Haworthia **462**.
Hebenstreitia 352, **672**.
Heckeria 298, **506**.
Hedera 46, **634**.
Hedyosmum **509**.
Heeria **617**.
Heleocharis **439**.
Heliantheae **699**.
Helianthemum 251, 270, **607**.
Helianthus 124, 160, 246, **699**.
Helichrysum **699**.
Heliconia **492**.
Heliotropioideae **656**.
Heliotropium **657**.
Helleborus 24*, 44, 246, 273, 296, **537**.
Helobiae 241, 260, 261, 315, 354, 365, 366, 372, 373, **420**.
Helodea 40, 41*, 170, **428**.
Helosis 13, 259, 266, 281, 333, 340, 370, 371, 372, **523**.
Hemerocallis 80, 87*, 118, 248, 250*, 252, **461**.
Hepatica **540**.
Heracleum **637**.
Herminium **499**.
Hesperaloe **480**.
Hesperis 260, **552**.
Heteranthera **457**.
Heterospathe **443**.
Heuchera 560, **562**.
Hevea **590**.
Hibiscus 601, **602**.
Hieracium 5, 55, 269, 331, 333, 335, 336*, 352, **711**.
Himantoglossum **499**.
Hippeastrum **488**.
Hippocastanaceae **598**.
Hippuridaceae **632**.
Hippuris **633**.
Homalonema 281, **446**.
Hordeum 6, 181, 182, 294, **438**.
Hosta 37*, 328 (s. auch Funkia) **460**.
Hottonia **645**.
Houstonia 308, 682.
Houttuynia 333, **504**.
Humulus 34, 40, 80, 166, 170, 309, 333, 337, **518**.
Hyacinthus 35, 36, 39*, 168, 271*, 272, 361, **478**.
Hybanthus **608**.
Hydnora **526**.
Hydrobrium **556**.
Hydrocaryaceae **617**.
Hydrocharis 123*, **427**.
Hydrocharitaceae **427**.
Hydrocleis **427**.
Hydrocotyle **635**.
Hydrolea **656**.
Hydrophyllaceae **655**.
Hydrophyllum **655**.
Hydrostachydaceae 316, **559**.
Hydrostachys 316*, **559**.
Hymenocallis **486**.
Hyoscyamus 240, **664**.
Hypecoum **547**.
Hypericum **604**.
Hypoxis **489**.
Hyssopus **663**.

I

Jasminum 294, **648**.
Iberis **549**.
Jeffersonia 296, **544**.
Ilex **596**.
Imatophyllum 76, 345, **485**.
Impatiens 107, 351*, 372, **599**.
Imperata **433**.
Inula 251, 270.
Inuleae **698**.
Ionidium **608**.
Ipomoea **654**.
Iridaceae 245, 247, **490**.
Iris 13, 58, 59, 88, 142*, 262, 263, 267, 269, 272, 293, 321*, **490**.
Ischaemum **433**.
Isopyrum **538**.
Juglandaceae 275, **513**.
Juglandales **513**.
Juglans 307, 309, 311, 369, **513**.
Juliana **514**.
Julianaceae **514**.
Julianales **514**.
Juncaceae 245, 248, 260, 326, 354, **457**.
Juncaginaceae **424**.
Juncus **457**.
Juniperus 196, 199*, 212, 215, 218, 219*, 223, **405**.
Jussieua **619**.
Ixeris 362.
Ixia **490**.
Ixiolirion **486**.

K

Kalanchoe **560**.
Kalmia **642**.
Keteleeria **398**.
Kitaibelia **601**.
Klugia **677**.
Knautia 366, **687**.
Kniphofia 58.
Koeleria **434**.
Krynitzkya **657**.

L

Labiatae 347, 350, 352, **660**.
Laburnum 148, 149, **575**.
Lachenalia 269, **480**.
Lactuca 3, 36, 84, 362, **714**.
Laelia **502**.
Lagenandra **449**.
Lagenaria **690**.
Lamium 352*, **661**.
Laportea 107, 108.
Lappa 270.
Lappula **657**.

Lapsana **708**.
Lardizabalaceae **543**.
Larix 7, 12, 13, 46, 86, 90, 155, 156, 157*, 196, 207, 210, 236, 371, **398**.
Laserpitium **638**.
Lathraea 349, **675**.
Lathyrus 38, 178, 181, 182*, **578**.
Lauraceae 245, **546**.
Laurembergia **632**.
Lavatera 366, 601, **602**.
Lawia 302*, **556**.
Ledum **642**.
Leguminosae 97, 116, 372, **574**.
Leiphaimos **650**.
Leitneria **513**.
Leitneriaceae **513**.
Leitneriales **512**.
Lemna **450**.
Lemnaceae **450**.
Lens **578**.
Lentibulariaceae 350, **678**.
Leontodon **714**.
Lepeostegeres **522**.
Lepidium **549**.
Lepidocaryoideae **443**.
Leptosiphon **655**.
Leschenaultia **692**.
Leucanthemum s. Chrysanthemum.
Leucojum 13, 49, 102, 342, **485**.
Levisticum **637**.
Liatris **704**.
Libocedrus 214, 216, 238, **404**.
Licuala **443**.
Ligularia **707**.
Lilaea 294, **425**.
Liliaceae 24, 43, 80, 326, 355, **459**.
Liliiflorae 118, 247, 260, **457**.
Lilium 5, 8, 12, 13, 14, 23, 24*, 43, 44, 57*, 58, 59, 65, 69, 72*, 77*, 79, 88, 103, 118, 132*, 257, 258*, 259, 267, 268, 272, 273, 274, 284, 285, 287, 293, 295, 306, 314, 321*, 324*, 370, 371, 374, **466**.
Limnanthaceae **595**.
Limnanthemum 243, 244, 649, **651**.
Limnanthes **595**.
Limnocharis 281, 298, **427**.
Limodorum **500**.
Limoniastrum **646**.
Linaceae 316, 354, 372, **583**.
Linaria **671**.
Lindelofia **658**.
Linnaea **685**.
Linum 367, **583**.
Liriodendron 246, **545**.
Listera 78, 111, **501**.
Lithospermum **658**.
Loasa 349, 352, **611**.
Loasaceae 350, **610**.
Lobelia 58, 350, **692**.
Lochnera s. Vinca.
Loganiaceae **648**.
Lolium **434**.
Lonicera 242, 251, 270, 366, 367, **685**.
Lopezia 281, **630**.
Lophogyne **556**.
Lophosciadium **637**.
Loranthaceae 239, **521**.
Loranthus 275, 352, **522**.
Loxococcus **443**.
Ludwigia **619**.
Luffa **690**.
Lunaria **551**.
Lupinus 130*, 151, 181, 317*, 342*, **575**.
Luzula **458**.
Lychnis 530, **531**.
Lycopsis **658**.
Lycopus **663**.
Lycoris 2*.
Lysichiton 296, **447**.
Lysimachia 318, **645**.
Lythraceae **615**.
Lythrum **615**.

M

Macrozamia 224, 235, **380**.
Maësa **643**.
Magnolia 103*, 240, 246, 247*, 256*, **544**.
Magnoliaceae 368, **544**.
Mahonia **544**.
Majanthemum **482**.
Malope **601**.
Malpighia **587**.
Malpighiaceae 89, 262, 285, 291, 371, **587**.
Malva 124*, 263, 601, **602**.
Malvaceae **601**.
Malvales **600**.
Malvastrum 601, **602**.
Mangifera 514, **595**.
Mannihot **590**.
Maranta **493**.
Marantaceae **493**.
Marsdenia **652**.
Martynia **676**.
Martyniaceae 350, **676**.
Matricaria 56, 66, **701**.
Matthiola 181, **552**.
Medeola **482**.
Medicago **575**.
Medinilla **617**.
Melampyrum 78, 126, 349, **675**.
Melandrium 40, 42, 170, 173, 174, 175, 181, 246*, 247, 260, **531**.
Melanoselinum **638**.
Melastomataceae **617**.
Melica **434**.
Melilotus **575**.
Melothria **691**.
Memeiylon **617**.
Menispermaceae **544**.
Mentha **663**.
Mentzelia **611**.
Menyanthes 243, 649, **650**.
Menyanthoideae 244, **650**.
Mercurialis 5, 10, 29, 42, 116*, 173*, 175, **589**.
Mesembrianthemum **530**.
Mespilus **566**.

Metachlamydeae **638**.
Meum **637**.
Miconia **617**.
Micrampelis **691**.
Microcachrys **387**.
Microcasia **450**.
Microcycas 199, 202*, 207, 215, 220, 364, 369, 374, **383**.
Microspermae 373, **494**.
Mimosa **574**.
Mimosaceae 294.
Mimulus **672**.
Mirabilis 183, 251*, 252, 294, **529**.
Modiola **601**.
Modiolastrum **601**.
Molopospermum **636**.
Momordica 151, **690**.
Monochaetum **617**.
Monocotyledoneae **417**.
Monotropa 43, 124, 314, 327, 346*, 358, **640**.
Monstera **446**.
Montbretia **490**
Moraceae **517**.
Moricandia 142. **552**.
Morina **687**.
Moringa 289, 314, 371, **553**.
Moringaceae **553**.
Morus 6, 34, 71, **517**.
Mourera 289, **556**.
Mouriria 343*, **617**.
Mühlenbeckia **527**.
Musa 1, 3, 56, 252, 253*, **491**.
Musaceae **491**.
Muscari 33, 34 166, 167*, 364, **479**.
Musschia **692**.
Mutisia 359, **708**.
Mutisieae **708**.
Myoporaceae **680**.
Myoporum **680**.
Myositis **658**.
Myosurus 308, **541**.
Myrica 115, **512**.
Myricaceae **512**.
Myricales **512**.
Myricaria 6, 263, 287, **606**.
Myriophyllum **631**.
Myrrhis **635**.
Myrsinaceae **642**.
Myrsine **643**.
Myrtiflorae **612**.
Myzodendraceae **521**.
Myzodendron **521**.

N

Najadaceae **423**.
Najas 15*, 34*, 88, 257, 266, 293, 320, 321*, **423**.
Narcissus 13, 33, 34, 269, **487**.
Nelumbo 246, 248, 347, **533**.
Nemophila **655**.
Neottia 109*, 111*, 115, 316, **501**.
Nepenthaceae **553**.
Nepenthes **553**.
Nephrosperma **443**.
Nephthytis **446**.
Nerine 20*, **485**.
Neurada **573**.
Nicotiana 246, **666**.
Nigella 38, 88, 294, 308*, 312, 326, **538**.
Nipa **444**.
Nipoideae **444**.
Nolana **663**.
Nolanaceae **663**.
Nonnea **658**.
Normanbya **443**.
Nothopanax **634**.
Nothoscordum 327, **466**.
Nuphar 5, **534**.
Nyctaginaceae **529**.
Nymphaea 13, 140, 244, 332, 353, **534**.
Nymphaeaceae 275, 326, 353, **533**.

O

Ochrosia 80.
Odontoglossum 336, **502**.
Onagraceae 289, 359.
Oenanthe **637**.
Oenone 289, **556**.
Oenothera 6, 37, 38, 66, 69*, 87, 95, 137, 139*, 158, 159, 164, 165, 167, 168, 183, 185, 186, 187, 188, 189, 247, 269, 272, 281, 298, 309, 314, 327, 336, 341*, 359, **621**.
Oenotheraceae 272, 281, 294, 370, 371, 372, **618**.
Oleaceae 275, **648**.
Onagraceae s. Oenotheraceae.
Oncidium **503**.
Onosma **658**.
Ophrys 281, **497**.
Opoponax **637**.
Opuntia **612**.
Opuntiales **612**.
Opuntinae 260.
Orchidaceae 245, 260, 284, 289, 294, 316, 318, 322, 344, 359, 361, 368, 372, 373, **496**.
Orchis 17, 78, 110, 168, 246*, 284, 285*, 318, 496, **498**.
Orlaya **636**.
Ornithogalum 49, 259, 342, **478**.
Orobanchaceae 350, **676**.
Orobanche **677**.
Orobus 317*, **378**.
Oryza 58, 71, 183, 272, 341, **433**.
Osyris **521**.
Othonna 296, **707**.
Ottelia 121*, 315*, 354*, **427**.
Ouvirandra **424**.
Oxalidaceae 316, 372, **581**.
Oxalis **581**.
Oxybaphus **529**.
Oxychloe **458**.

P

Paeonia **536**.
Palisota **453**.
Palmae **442**.

Pancratium 118, **488**.
Pandanaceae 326, **419**.
Pandanales 326, 371, 373, **418**.
Pandanus 89, **419**.
Papaver 103, 165, 260, **547**.
Papaveraceae 102, 296, **547**.
Paphiopedilum 496, **497**.
Papilionaceae 317.
Paraixeris 362.
Parietales **604**.
Paris 27, 71*, 283*, 325*, 370, **483**.
Parnassia 560, **562**.
Parthenocissus **600**.
Paspalum **433**.
Passiflora 3, 312*, **609**.
Passifloraceae **608**.
Pastinaca **637**.
Patrinia **687**.
Pavonia **601**.
Pedaliaceae 350, **676**.
Pedicularis 345, 349, 352, **674**.
Pedilanthus **590**.
Pelargonium 138*, 148, **580**.
Peltandra 241, **448**.
Penaea **613**.
Penaeaceae 89, 371, **613**.
Pentastemon 319, 351, **672**.
Peperomia 89*, 274, 285, 286, 290, 291, 293, 300, 305, 310, 314, 344, 371, **506**.
Periploca **651**.
Peristylus 502.
Pernettya 641, **642**.
Persica **574**.
Petasites **704**.
Petroselinum **636**.
Petunia **668**.
Peucedanum **637**.
Phacelia **656**.
Phajus 496, 497, **502**.
Phalaenopsis **497**.
Phalaris 151.
Phanerogamae **377**.
Pharbitis **654**.
Phaseolus 27, 81, 94, 126, 131, 150, 151, 160 **579**.
Phelipaea **676**.
Philadelphus **562**.
Philodendron **446**.
Philydraceae **457**.
Philydrum **457**.
Phleum **434**.
Phlomis 107, 108, **661**.
Phlox **655**.
Phoeniceae **442**.
Phoenix **442**.
Phragmites 38, **433**.
Phyllocladoideae 205, 364, **390**.
Phyllocladus 207, 216, 238, 369, **390**.
Phyllodoce **642**.
Physocaulis **635**.
Physochlaena **664**.
Physospermum **636**.
Physostegia **661**.
Phyteuma **692**.
Phytolacca **529**.
Phytolaccaceae **529**.
Picea 196, 197*, 199, 207, 215, 218*, 219*, 220, 222, 236, 238, 369, **395**.
Pilostyles **526**.
Pimpinella **637**.
Pinaceae 204, 205, 237, **393**.
Pinanga **443**.
Pinguicula 5, **678**.
Pinus 6, 12, 17, 44, 87, 88*, 196, 197*, 198, 210, 213, 214, 220, 222, 224, 225, 230, 231*, 232*, 236*, 237, 238, 310, 369, **399**.
Piper 274, 287*, 293, 298, 300, **505**.
Piperaceae 274, **505**.
Piperales **504**.
Pirola 311, **639**.
Pirolaceae **639**.
Pirus **566**.
Pistia **450**.
Pisum 20*, 86, 93*, 132*, 134, 146*, 150, 151, 152, 153*, 154, 160, 161*, 181, **578**.
Pitcairnia **452**.
Pittosporaceae **563**.
Pittosporum **563**.
Plagianthus **601**.
Plantaginaceae 350, 372, **680**.
Plantaginales **680**.
Plantago 170, 175, 183, 184*, **680**.
Platanaceae **564**.
Platanthera 318, 319*, **499**.
Platanus **564**.
Plectogyne **483**.
Plumbagella 289*, 371, **645**.
Plumbaginaceae 289, **645**.
Plumbaginales **645**.
Plumbago **645**.
Poa **434**.
Podocarpoideae 205, 364, **387**.
Podocarpus 111, 112*, 113, 115, 196, 206*, 207, 210, 214, 216, 218, 219, 230, 232*, 238, 316, 369, **388**.
Podophyllum 5, 44, 65, 246, 247*, **544**.
Podostemon 302*, **556**.
Podostemonaceae 248, 289, 296, 302, 315, 359, 368, 370, **556**.
Polemoniaceae 367, **654**.
Polemonium 367, **655**.
Polygala **587**.
Polygalaceae **587**.
Polygonaceae 262, **526**.
Polygonales **526**.
Polygonatum 262, **482**.
Polygonum **526**.
Polypompholyx 350, **679**.
Pontederia **456**.
Pontederiaceae **456**.
Populus 143, 274, **510**.
Portenschlagia **637**.
Portulaca 182, 183, **530**.
Portulacaceae **530**.
Potamogeton 339, 366, **421**.
Potamogetonaceae **421**.

Potentilla 133, 252*, 335, **568**.
Pothos **445**.
Primula 38, 80, 90, 96, 97, 133, 169, 178, 181, 246, 263, 362, **643**.
Primulaceae **643**.
Primulales 373, **642**.
Principes **442**.
Prit:chardia 95*, 107, 108*, 126.
Proboscidea **676**.
Prostanthera **660**.
Prostantheroideae **660**.
Protea **520**.
Proteaceae 245, **520**.
Proteales **520**.
Prunoideae **355**.
Prunus 3, 84*, 251, 269, 270, **574**.
Pseudolarix 193, 195*, 196, 215, 216, **398**.
Pseudotsuga 236, 238, **396**.
Psilotum 114*, 115, 316.
Ptelea **587**.
Pteridospermae s. Cycadofilicales.
Pterocarya **513**.
Pterolepis **617**.
Pterygospermum **444**.
Pulmonaria 102, **658**.
Pulsatilla 96*, 107, **540**.
Pycnanthemum **663**.
Pyrethrum 281, 282*, 285, 371, **702**.

Q

Quercus 275, 369, **516**.

R

Rafflesia 245, **526**.
Rafflesiaceae 274, **526**.
Ramondia 288*, 346, 347*, 350*, **678**.
Ranales 245, 247, 326, 368, 369, 374, **533**.
Ranunculaceae 10, 12, 273, 275, 294, 296, 298, 299, 303, 326, 371, **535**.
Ranunculus 75, 76*, 78, 87, 102, 119*, 269, 273, 294, 343, 345, **541**.
Raphanus **550**.
Reichardia **708**.
Reseda 48, 341*, 342, **552**.
Resedaceae **552**.
Rhamnales **600**.
Rhinanthus **674**.
Rhizophora **616**.
Rhizophoraceae **616**.
Rhododendron **642**.
Rhoeadales **546**.
Rhoeadinae 260.
Rhoeo 365, **455**.
Rhopalocnemis **524**.
Rhus **595**.
Rhyncholacis **556**.
Rhytidophyllum **677**.
Ribes 294*, 318, 560, **562**.
Richardia 263.
Richardsonia **683**.
Ricinus 10, 91, 98, 99*, 142, **590**.
Rochea **560**.
Romanzoffia **656**.
Rosa 21, 36, 73*, 74, 251, 275, 331, 333, 362, **572**.
Rosaceae 269, 273, 303, 308, 309, 369, **565**.
Rosales 374, **555**.
Rubia **683**.
Rubiaceae 275, 296, 298, 303, 308, 316, 317, 367, 682, **683**.
Rubiales 367, **682**.
Rubiinae 260.
Rubus 269, 275, **567**.
Rudbeckia **699**.
Ruellia **680**.
Rumex 40, 41*, 170, 270, **526**.
Ruppia 257, **422**.
Ruscus **481**.
Ruta **586**.
Rutaceae **586**.

S

Sabal **443**.
Sabaleae **443**.
Sabralia **502**.
Sabulina **531**.
Saccharum **432**.
Sagina **531**.
Sagittaria 12, 264, 265*, 266, 311, 339, **425**.
Salicaceae 274, 383, **509**.
Salicales 369, **509**.
Salix 171, **510**.
Salomonia **588**.
Salpiglossis **668**.
Salsola **528**.
Salvia **662**.
Sambucus 83, 91*, 92, 119, 143, 257, 273, 285, 306, **684**.
Sanicula **635**.
Sanguinaria **547**.
Sanguisorba 275, **572**.
Sanseviera **481**.
Santalaceae 274, **521**.
Santalales **520**.
Santalum 292, **521**.
Sapindales **594**.
Saponaria **530**.
Sapotaceae 261.
Saracha **668**.
Sarcococca **594**.
Sarcocolla **613**.
Sarcodes **640**.
Sarracenia 6, **553**.
Sarraceniaceae **553**.
Sarraceniales **553**.
Satureja 172, **662**.
Sauruaceae **504**.
Saururus **505**.
Saxegothaea **387**.
Saxifraga 3, 67, 267, 270, 285*, 305, 311, 313, 354, 355*, 560, **561**.
Saxifragaceae 275, 316, 355, 372, **560**.
Scabiosa **687**.
Scaevola **692**.
Scandix **635**.

Schaueria **680**.
Scheuchzeria **424**.
Scheuchzeriaceae **424**.
Schizanthus **668**.
Schizocapsa **489**.
Schrankia 321.
Sciadopitys 209, 236*, 237, **400**.
Sciaphila 333, **429**.
Scilla 118, 259, 260, 287, 370, **477**.
Scirpus 249*, 257, 267, **438**.
Scitamineae 260, **491**.
Scleranthus 270, **530**.
Scoliopus 269.
Scoparia **675**.
Scopolia **664**.
Scopolina 122*.
Scrophularia **671**.
Scrophulariaceae 349, 350, 351, 372, **668**.
Scutellaria 346, 347*, **660**.
Scutellaroideae **660**.
Secale 6, 101*, 102, 164, 165, 168, 294, 358, **434**.
Sechium **690**.
Sedum 138*, **560**.
Sempervivum **560**.
Senecio 181, 294, 296, 363, **704**.
Senecioneae **703**.
Sequoia 196, 211, 216, 222, 223, 236*, 237, 238, **401**.
Serapias **498**.
Seseli **637**.
Sesleria **433**.
Setaria **434**.
Shepherdia **615**.
Sherardia **683**.
Sibbaldia 309, **569**.
Sicyos 274, **690**.
Sida **601**.
Sidalcea **601**.
Silaus **637**.
Silene 172, 530, **531**.
Siler **637**.
Silybum **708**.
Silphium 78, 261*, 266, 294, 295*, 296, 320, 366, **699**.
Simarubaceae 262, **587**.
Sinapis 123*, **550**.
Siphonogamae **377**.
Sisymbrium **549**.
Sisyrinchium 247, 490, **491**.
Sium **636**.
Smilacina 58, 281, **481**.
Smilax 58, **484**.
Smyrnium **636**.
Solanaceae 244, 261, **663**.
Solandra **666**.
Solanum 3, 20*, 27*, 38, 84, 97, 148, 149, 181, **664**.
Solidago **694**.
Sonchus **715**.
Sparganiaceae 326, **420**.
Sparganium 241, 366, **420**.
Sparmannia **601**.
Spathicarpa 356, **448**.
Spathiflorae 241, 260, 360, 365, **445**.
Spathiphyllum 327, **446**.
Spathoglottis 260, **502**.
Spathyema **446**.
Specularia **692**.
Spermatophytae **377**.
Spigelia **648**.
Spilanthes **699**.
Spinacia 56, 361, **528**.
Spiraea **566**.
Spiranthes **501**.
Sprekelia **488**.
Staavia **564**.
Stachydoideae **661**.
Stachys 346, 347*, **662**.
Stackhousia 78, 89, 309, **597**.
Stackhousiaceae **597**.
Stangeria 212, 226, 231, 235, **379**.
Stanhopea 315*, **502**.
Staphelia **652**.
Staphylea 102, **597**.
Staphyleaceae **597**.
Statice **646**.
Staticeae **646**.
Stellaria 260, 270, **530**.
Stemona **459**.
Stemonaceae **459**.
Stenophragma **552**.
Sterculiaceae **603**.
Stratiotes **428**.
Strelitzia **492**.
Streptopus **482**.
Strobilanthes **680**.
Striga **674**.
Stylidiaceae **692**.
Stylidium **692**.
Styphelia **641**.
Succisa **687**.
Sweertia 243*, 649, **650**.
Sympetalae 260, 262*, 360, **638**.
Symphoricarpus **685**.
Symphytum 251, 270, **657**.
Symplocaceae **647**.
Symplocarpus 241, **446**.
Symplocos **647**.
Synanthae **444**.
Syringa 81, 82*, 129, 251*, 269, 270, **648**.

T

Tacca **489**.
Taccaceae 245, **489**.
Tagetes **701**.
Tamaricaceae **606**.
Tamus **490**
Tanacetum 65, 281, **702**.
Taraxacum 78, 296, 330, 331, 333, 372, **712**.
Taxaceae 197, 204, 205, **387**.
Taxodieae 196, 204, 207, **393**.
Taxodium 10, 210, 212, 213, 214, 216, 218, 225, 230, 235, **402**.
Taxoideae **391**.
Taxus 193, 194*, 196, 197, 207, 210, 216, 220, 223*, 230, 231, 232*, 235, 238, 244, 364, 368, 369, **392**.

Tectona **659**.
Tetrachondra **663**.
Tetraclinis **404**.
Tetragonia **530**.
Tetrameles **642**.
Teucrium **660**.
Thalia **493**.
Thalictrum 52*, 68*, 273, 293, 331*, 333, 339, **542**.
Thea 281, **604**.
Thelesperma **701**.
Thelygonum **529**.
Theobroma **604**.
Theophrastaceae **642**.
Thesium **521**.
Thismia 115, 330, 333, **494**.
Thladiantha **690**.
Thuja 6, 196, 218, 219, 225, 230, 231*, 232*, 238, 369, **404**.
Thymelaea **614**.
Thymelaeaceae **613**.
Thymus **663**.
Tibouchina **617**.
Tilia **601**.
Tiliaceae **601**.
Tillandsia 353*, 354, **452**.
Tofieldia 245, 326, **459**.
Torenia 292, **672**.
Torilis **636**.
Torreya 197, 211*, 212, 215, 218, 223*, 224, 230*, 238, 368, **391**.
Tournefortia **657**.
Tovaria **552**.
Tovariaceae **552**.
Tozzia 349, **675**.
Tradescantia 10, 12, 14, 29*, 30, 32, 43, 53, 59, 80, 82, 83*, 98, 126, 127, 131, 142, 143, 144*, 150, 151*, 158, 159, 160, 269, 365, **453**.
Tragopogon 66, 340, **715**.
Trapa **617**.
Trapella 281, **676**.
Trautvetteria **540**.
Tribulus **585**.
Trichosanthes **690**.
Tricoccae 260.
Tricyrtis 78, **476**.
Trifolium 1, **576**.
Triglochin 296, **424**.
Trigonostemon **590**.
Trillium 23, 25, 27, 68*, 84, 87, 88, 268, 269, 293, 301*, 314, 321*, 370, **483**.
Tripsacum **432**.
Triteleia **466**.
Triticum 6, 13, 73, 164, 165, 181, 182, 186, 361, 362, **435**.
Tritonia **491**.
Triuranthera **617**.
Triuridaceae **429**.
Triuridales **429**.
Trollius 6, 53*, 54*, 55*, 56, **537**.
Tropaeolaceae 262, 372, **582**.
Tropaeolum 76, 92, 246, 316, **582**.
Tsuga 214, 219, 236, **396**.
Tuberaria **607**.
Tubiflorae 260, **654**.
Tulipa 13, 78, 97, 102, 118, 262, 267, 269, 284, 287, 294, 295*, 370, **474**.
Tumboa 208, 214, 218, 221, 230, 234, 238, 369, **410**.
Tumbooideae **410**.
Tunica **530**.
Tussilago 294, 296, **704**.
Typha **418**.
Typhaceae 326, 366, **418**.

U

Ulmaceae 280, **516**.
Ulmus 260, 280, 307, 308, **516**.
Umbelliferae 369, **635**.
Umbelliflorae 260, **634**.
Uroskinneria **675**.
Ursinia 297*, 359, **708**.
Urtica 67, 80, 102, 123, 173, 175, 309, 311, 333, 337, **519**.
Urticaceae 102, 309, **519**.
Urticales **516**.
Urticinae 260.
Utricularia **679**.
Uvaria **546**.
Uvularia **459**.

V

Vaccaria **531**.
Vaccinium 248*, **642**.
Vaillantia 296, 316*, **684**.
Valeriana 242, 366, **687**.
Valerianaceae 367, **687**.
Vallisneria 40, 170, 267, 311, 324, **428**.
Vallota **486**.
Vanda **503**.
Vellozia **489**.
Velloziaceae **489**.
Veltheimia 36, **480**.
Verbascum 349*, **670**.
Verbena 352, **659**.
Verbenaceae 350, **659**.
Vernonia **693**.
Vernoniaceae **693**.
Veronica 114*, 115, 120*, 345, 349, **672**.
Verticillatae 369, 370, **503**.
Viburnum 367, **685**.
Vicia 32, 35*, 78, 81, 86, 94*, 127*, 129, 131, 132*, 133, 134, 142, 143, 145*, 150, 152, 153*, 154, 160, 161, **577**.
Villarsia **651**.
Vinca 80, **651**.
Vincetoxicum 267, 311, 318, **653**.
Viola 38, 116, 164, 165, 362, 607, **608**.
Violaceae **607**.
Viscum 68, 98, 263, 264*, 312*, **522**.
Vitaceae **600**.
Vitis 95*, 107, 108, **600**.
Vittadinia **696**.
Voyria **650**.
Vriesea **453**.

W

Waldheimia 275, **573**.
Washingtonia 107, 126.
Welwitschia 212, **410**, s. a. Tumboa.
Widdringtonia 216, 222, 223, **404**.
Wikstroemia 91*, 309, 333, **614**.

X

Xanthium **699**.
Xanthosoma **448**.
Xanthoxylum **586**.
Xyridaceae **451**.
Xyris **451**.

Y

Yucca 17, 46, 80, 90, 240, **480**.

Z

Zalacca **443**.
Zamia 76, 81, 194*, 196, 200*, 202, 203, 218, 222, 223, 230, 231, 232,* 235, 238, **381**.
Zannichellia 257, **423**.
Zantedeschia **448**.
Zea 116, 117*, 131, 134, 159, 163, 164, 168, 181, 183, 272, 296, 311, 345, 361, **430**.
Zebrina **456**.
Zephyranthes 333, 336, 337*, **486**.
Zingiberaceae **492**.
Zostera 4*, 100*, 102, 248, 296, **421**.
Zozimia **637**.
Zygopetalum 328, 333, 336, **502**.
Zygophyllaceae **585**.

Druckfehlerberichtigungen.

Auf Seite 144, Zeile 7, 10 und 16 soll es heißen statt Abb. 109a: Abb. 109.
Auf Seite 215, Abb. 145b soll es heißen statt Anthridium: Antheridium.
Auf Seite 442, Zeile 6 von unten soll es heißen statt „vier Tetraden“: vier Makrosporen.
Auf Seite 444, Zeile 18 statt „Warning“: Warming.
Auf Seite 445, Zeile 27 statt „Strasburg“: Strasburger.

Author Schürhoff, Paul N.
Title Die Zytologie der Blütenpflanzen.
DATE.
NAME OF BORROWER.
213003
Bot.
S.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU